

INSTITUT NATIONAL POLYTECHNIQUE DE TOULOUSE

MEMOIRE DE SYNTHESE

en vue d'une candidature à une

HABILITATION A DIRIGER DES RECHERCHES

par

Jacques TASSIN

**Les cheminements de semences
(dispersion, immigration, introduction) :
esquisses pour une « *Seed Movement Ecology* »**

Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le
développement (Cirad, UPR 37 Dynamique des forêts naturelles)
TA 10/D - Campus international de Baillarguet
34398 Montpellier Cedex 5

Table des matières

Préambule.....	04
I. PREMIERE PARTIE : PRESENTATION DU CANDIDAT.....	05
Introduction : esquisse d'un itinéraire.....	06
1. <i>Curriculum vitae</i>	09
1.1. Titres.....	09
1.2. Fonction occupée.....	10
1.3. Formations et enseignements dispensés.....	10
1.4. Participation à des projets.....	10
1.4.1. Intervention dans des projets.....	10
1.4.2. Réponse à des appels d'offre (participant).....	11
1.5. Divers.....	11
2. Liste des publications.....	13
2.1. Articles avec facteurs d'impact.....	13
2.2. Autres articles.....	15
2.3. Ouvrages et chapitres d'ouvrages.....	16
2.4. Communications orales à des colloques et séminaires.....	16
3. Encadrement d'étudiants.....	20
3.1. Stages de DEA et M2.....	20
3.2. Stages de maîtrise.....	22
3.3. Stages d'écoles d'ingénieurs.....	23
3.4. Comité de thèse.....	25
II. DEUXIEME PARTIE : SYNTHESE DE TRAVAUX ET PERSPECTIVES.....	26
Introduction : une approche élargie de la dispersion des plantes.....	27
a. Problématique.....	28
b. Définitions.....	29
c. Intérêt biologique de la dispersion.....	29
c.1. Evitement d'ennemis naturels.....	29
c.2. Colonisation.....	29
c.3. Facilitation de la germination.....	30
c.4. Dispersion dirigée et mutualisme diffus.....	30
d. Cadre conceptuel.....	30
d.1. La double-hypothèse d'échappement et de mortalité « densité-dépendante »...	31
d.2. Hypothèse de dispersion dirigée.....	32
d.3. Hypothèse de limitation par la dispersion.....	32
e. Patrons de dispersion spatialement agrégés liés à la zoochorie.....	33
e.1. Concentration liée à l'alimentation.....	33
e.2. Concentration liée à des sites d'observation.....	33
e.3. Concentration liée à l'utilisation de latrines ou de dortoirs.....	33
f. Etat de l'art sur l'analyse des relations entre traits de vie et dispersion.....	34
g. Principales questions de recherche.....	35

1. Dispersion des semences selon différentes échelles.....	37
1.1. Confrontation des échelles associées aux mouvements des plantes.....	37
1.2. Fronts de colonisation.....	39
1.3. Flux de semences et écologie du paysage.....	40
1.4. Dispersion sur de très longues distances et introduction d'espèces.....	42
1.5. Echelles de temps.....	43
2. L'introduction d'espèces envisagée comme une forme particulière de dispersion.....	45
2.1. Analyses historiques.....	46
2.2. Pression d'introduction.....	48
2.3. Les cascades d'invasion ou l'introduction de disperseurs.....	50
2.4. Conclusion.....	53
3. Traits de vie et dispersion.....	54
3.1. Ornithochorie et facilitation de la germination.....	54
3.2. Vers un modèle de prédiction.....	57
3.3. Mécanismes d'accrochage à des supports végétaux.....	58
3.4. De l'analyse des traits de vie à la prise en compte des événements rares.....	60
4. Conséquences sur la structuration des populations et des communautés d'espèces.....	61
4.1. Gradients écologiques de colonisation.....	61
4.2. Conséquences écologiques des invasions de plantes.....	62
4.3. Structuration des couples « dispersés / disperseurs » en formations naturelles.....	65
4.4. Structuration génétique après immigration ancienne : le santal.....	66
5. Limites et perspectives que recouvre l'étude de la dispersion.....	69
5.1. La substitution de disperseurs par d'autres disperseurs.....	69
5.2. Dispersion et propagation.....	70
5.3. Quelles applications concrètes ?.....	71
5.4. Conclusions et perspectives.....	72
Et maintenant ?.....	74
Bilan.....	74
Perspectives.....	76
Positionnement institutionnel.....	77
Bibliographie.....	78

Préambule

Extraits de Charles Lyell (1832)
Principles of Geology, Vol. II.
John Murray, Londres

« The passage, indeed, of indigested seeds through the stomachs of animals is one of the most efficient causes of the dissemination of plants, and is of all others, perhaps, the most likely to be overlooked. » (Ch. V, p. 101).

“(…) Let such an accident happen but once in a century, or a thousand years, it will be sufficient to spread many of the plants from one continent to another; for in estimating the activity of these causes, we must not consider whether they act slowly in relation to the period of our observation, but in reference to the duration of species in general. ” (Ch V, p.103).

“But in addition to all the agents already enumerated as instrumental in diffusing plants over the globe, we have still to consider man – one of the most important of all. He transports with him, into every region, the vegetable which he cultivates for his wants, and is the involuntary means of spreading a still grater number which are useless to him; or even noxious.” (Ch. V, p. 104).

“[Man] supersedes a certain number of agents; and so far as he disperses plants unintentionally, or against his will, his intervention is strictly analogous to that of the species so extirpated.” (Ch. V, p. 107).

“ I may observe, moreover, that if, at former periods, the animals inhabiting any given district have been partially altered by the extinction of some species, and the introduction of others, whether by new creations or by immigration, a change must have taken place in regard with the particular plants conveyed about with them to foreign countries.” (Ch. V, p. 108).

Issus du chapitre V consacré aux principes généraux de distribution des espèces, ces quelques extraits de l'ouvrage fondateur de Charles Lyell, publié en 1832, illustrent le *continuum* qui associe entre eux les concepts de dispersion, d'immigration, et d'introduction d'espèces. Ce principe de continuité évoqué par Charles Lyell, centré sur le processus fondamental de la dispersion, est à la base de ce mémoire de HDR.

Première partie

Présentation du candidat

Introduction : esquisse d'un itinéraire

Lorsque rentré d'un séjour de trois ans (1984-1987) au Rwanda comme Volontaire du Progrès, puis dans le cadre d'un CDD avec l'ICRAF, je retrouvais les bancs d'une salle de classe à l'ESAT (Montpellier), autant dire clairement que je ne me destinais pas à la recherche. Mon intervention auprès de l'ICRAF ne m'avait pas convaincu de la prééminence de la recherche sur la promotion directe du développement. Je ne crois pas l'être davantage aujourd'hui. Pourtant, j'ai apprécié et je continue d'apprécier ce métier, certes moins en prise avec les dures réalités du terrain et des hommes, mais riche de créativité et d'accomplissement personnel, et ouvrant une magnifique porte sur la connaissance.

J'avais achevé mon cycle d'études à l'ESAT (1987-1989) en fournissant un mémoire bibliographique sur « *l'agroforesterie et la conservation des sols dans les régions chaudes* », que j'ai fait éditer par *Nature et Progrès*. Mon choix était fait, je m'orientais définitivement dans l'agroforesterie, que je souhaitais moi-aussi placer au service des paysans des tropiques. Toujours pas d'activité de recherche en vue. J'avais figolé mon profil et le fait d'avoir publié un ouvrage sitôt les études achevées s'avérait du meilleur effet. Un mois après ma soutenance, j'étais recruté par le Cirad.

En partant alors en poste à Madagascar, quelques mois plus tard, sur un projet dont l'un des volets relevait de l'agroforesterie, il n'était tout au plus question que de recherche-développement. Quelques essais, des méthodes d'intervention rattachées à un cadre vaguement formalisé, quelques mesures au passage et au service de moyennes sans écarts-types servies dans un rapport annuel joliment pourvu d'illustrations photographiques, on ne m'en demandait guère plus. L'une de mes missions était de tester le comportement « *du plus grand nombre possible d'espèces ligneuses* » afin de « *répondre aux besoins des paysans* ». Peu éclairé sur les risques environnementaux que cela pouvait également recouvrir, à une époque où la littérature vantait les promesses d'une agroforesterie salvatrice, je confesse avoir contribué en toute ignorance à l'introduction d'espèces exotiques dans l'Ile Rouge.

En 1993, le projet dont relevait mon poste n'étant pas reconduit, j'ai été envoyé à l'Ile de la Réunion, où j'ai rejoint un projet similaire, embrassant agroforesterie et reboisement, avec toujours la même optique d'évaluer le comportement d'espèces introduites. De mémoire, nos dispositifs en comptaient plus d'une centaine. Les échos de la conférence de Rio, mais surtout la découverte sur cette petite île océanique de ce qu'une invasion biologique pouvait apporter de bouleversement, m'ont conduit à changer rapidement de posture. Ce ne fut pas difficile de convaincre le Conseil Régional de l'intérêt de réorienter les efforts vers la conservation du patrimoine biologique forestier, plutôt que de poursuivre des introductions dont les effets s'avéraient trop souvent néfastes. Bien entendu, je n'étais localement pas le seul à plaider pour cette réorientation.

Je découvrais alors l'écologie quant en 1996, à la faveur d'un atelier régional sur l'agro-écologie dans l'océan Indien, je fis la connaissance de Gérard Balent (INRA) qui m'encouragea à m'investir dans un travail de thèse. Le temps de tout mettre en place,

de vaincre de nombreux vents et marées soucieux d'enfreindre mon élan, et que je tairai ici, et me voilà, en 1998, inscrit en thèse à l'Université Paul Sabatier de Toulouse. La période qui suivit fut intense, mais vivifiante. Je découvrais le monde de la recherche avec, je ne m'en cache pas, une certaine frénésie.

« Mon » très efficace technicien, Jean-Noël (Eric) Rivière, m'épaula précieusement. C'est bien grâce à lui que j'ai pu joindre les deux bouts, c'est-à-dire investir mon esprit et l'essentiel de mon temps dans la réalisation de cette thèse, tout en répondant aux demandes des partenaires et conduire à bien un programme d'expérimentations. J'ai eu avec ce technicien d'exception, doté d'un solide sens de l'observation et d'une clairvoyance étonnante sur le monde du vivant, des discussions passionnantes dont je n'ai, hélas, jamais retrouvé l'intensité avec quiconque par la suite. Parallèlement, le volet agroforestier se refermait et les portes de la restauration écologique s'ouvraient. Je soutins ma thèse en janvier 2002, clôturant du même coup un séjour de huit années à La Réunion et emportant dans mes cartons des masses de données sur les invasions de plantes et l'ornithochorie...

Nouvelle destination, la Nouvelle-Calédonie où je devrais rester quatre ans. Ce furent quatre années professionnelles difficiles, pour de nombreuses raisons qu'il ne m'appartient pas d'évoquer dans ce mémoire. Je me bornerai à préciser que les cartons de données que je ramenaïs de ce trop long séjour furent incommensurablement plus légers...

Retour à Montpellier en avril 2006. J'obtins le feu vert de Sylvie Gourlet-Fleury, ma nouvelle « chef d'UR », pour consacrer l'essentiel de mon temps à la valorisation de mes résultats. La chronologie de ma production s'en ressent. Sur les 17 publications dans des revues à facteur d'impact présentées dans ce mémoire, cinq seulement sont antérieures à 2006. J'ai publié avec le plaisir de conduire jusqu'au bout un processus de recherche qu'il me semblait n'avoir jusqu'alors jamais véritablement mené à son terme.

Mais mon retour en métropole s'est également accompagné du projet de me munir d'une HDR afin de me positionner au cœur du dispositif de recherche montpelliérain. L'effort de publication auquel j'ai consenti ces deux dernières années ne saurait trouver d'explication plus honnête que celle-ci : il me fallait « gonfler » mon escarcelle.

Mais il me fallait aussi, au prix d'un retour sur le passé très introspectif, dégager une unité d'action qui, à l'évidence, dans le cadre de mon parcours sinueux, ne devait pas s'imposer d'elle-même. Je pensais alors présenter un mémoire sur le thème des invasions de plantes. J'avais en fait alors choisi ce qui n'était tout au plus qu'un champ d'investigation. Le présent mémoire, tel que je l'ai rédigé, reste en grande partie tourné sur ce thème, j'en ai bien conscience. Pourtant, mon rattachement, depuis début 2005, à l'UR « *Dynamique des forêts naturelles* » m'a conduit à prendre progressivement du recul sur la prétendue singularité des processus d'invasion, et à réviser mes intentions premières.

Je pense que ce sont les écrits de Dove Sax, jeune écologue américain ayant brillamment contribué à resituer les invasions biologiques à leur juste place dans le domaine de l'écologie, mais aussi l'émergence d'une *Movement Ecology* promue par Ran Nathan, non moins brillant écologue Israélien, qui m'ont conduit à réorienter mon sujet de mémoire et, au delà de ce mémoire, mes prospections à venir. Me « *recentrer sur la dispersion* » était au départ une boutade. J'y ai par la suite, à la réflexion, trouvé beaucoup d'intérêts. Tout d'abord, cela me semblait constituer le véritable barycentre des activités de recherche que j'avais réalisées en écologie. Mon regard pouvait dès lors se concentrer sur un processus écologique, au demeurant primordial, à n'en pas douter l'une des clés de voûte de la *dynamique des forêts naturelles*, pour reprendre l'intitulé de mon UR. J'y trouve, à l'évidence, une cohérence de parcours. Dispersion, migration,

introduction : quelles différences au bout du compte ? Les frontières sémantiques que ces termes semblent dessiner ne sont-elles pas en partie fictives ? C'est cette question qui m'a guidé dans la rédaction de ce mémoire.

Je ne prétends pas avoir trouvé d'éléments de réponse fermes à cette interrogation. Tout au moins ai-je pu, et je pressens que c'est là l'un des intérêts de la rédaction d'un tel mémoire, dégager une cohérence de posture de recherche qu'avant cet exercice, je ne soupçonnais pas moi-même.

1

Curriculum vitae

Jacques TASSIN
Né le 22 septembre 1960 à Saint-Maur des Fossés (94)
Nationalité française
Marié, trois enfants

123 chemin de la Faïsse
34730 Saint-Vincent de Barbeyrargues

Cirad, département Environnements et
Sociétés
Campus International de Baillarguet
34398 Montpellier
Tel : 04 67 59 38 22
Fax : 04 67 59 37 33
Mail : jacques.tassin@cirad.fr

1.1. Titres

Janvier 1999 - Janvier 2002	Thèse de doctorat en écologie de l'Université Paul Sabatier de Toulouse III, intitulée Dynamique et conséquences de l'invasion des paysages agricoles des Hauts de La Réunion par <i>Acacia mearnsii</i> De Wild. Directeur de thèse : Gérard Balent (INRA). Laboratoire d'accueil : INRA-SAD « Dynamiques forestières dans l'espace rural », Castanet-Tolosan.
Décembre 1989	Diplôme d'Ingénieur en Agronomie Tropicale (classé 1 ^{er} de la promotion)
Septembre 1986	Diplôme d'Ingénieur des techniques de l'horticulture et du paysage

1.2. Fonction occupée

Depuis juillet 1990 Chercheur au Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement (Cirad), département forêts puis environnements et sociétés :

- UPR 37 « Dynamique des forêts naturelles » (Dir. Sylvie Gourlet-Fleury) depuis avril 2006
- UPR 39 « Diversité génétique et amélioration des espèces forestières » (Dir. J.-M. Bouvet) d'avril 2002 à mars 2006

Affectations à Madagascar (1990-1993), à La Réunion (1993-2002), en Nouvelle-Calédonie (1993-2006), puis à Montpellier depuis avril 2006.

1.3. Formations et enseignements dispensés

1. Les groupes fonctionnels d'espèces dans les écosystèmes forestiers tropicaux : exemples de la Guyane et de La Réunion. Présentation (2 h). Ecole thématique : Réponse des écosystèmes forestiers tropicaux aux changements globaux. 20-26 mai 2007.
2. Espèces végétales invasives et impact sur les espaces naturels. Cours (2 h) et TD (2 h) pour le module environnement de la maîtrise de biologie végétale de l'Université de Saint-Denis (La Réunion) dispensés en 2000 et 2001.
3. Bioclimatologie : applications à la Nouvelle-Calédonie. Cours (2 h) et TD (3 h) pour le DUT de restauration des terrains miniers de l'Université de Nouméa (Nouvelle Calédonie) dispensés en 2004 et 2005.

1.4. Participation à des projets

1.4.1. Interventions dans des projets

1. Programme de Conservation de la Forêt Sèche de Nouvelle-Calédonie (CIRAD / IAC / PCFS). Plusieurs opérations de recherche conduites de début 2002 à fin 2005.
2. Programme d'expérimentations forestières et agroforestières à La Réunion (CIRAD / Région-Réunion). Plusieurs opérations de recherche conduites entre mi-1993 et fin 2001.
3. Projet de développement des vallées du sud-est du Lac Alaotra (Madagascar) (CIRAD / FOFIFA). Plusieurs opérations de recherche-développement en agroforesterie et conservation des sols conduites entre mi-1990 et mi-1993.
4. Pour une gestion durable des baobabs et des écosystèmes à baobabs des îles de l'Océan indien : approche de la diversité biologique, des usages et des représentations des espèces du genre *Adansonia* à Madagascar, aux Comores et à Mayotte (Projet IFB / CIRAD / CNRS). Participation à l'atelier de lacement en novembre 2007. Co-encadrement d'étudiants prévu avec Edmond Roger (Université d'Antananarivo).

5. Volet « Récupération du couvert végétal de Rapa Nui » du projet « Gestion durable des ressources naturelles de l'Île de Pâques ». Mission d'appui (2005), encadrement d'un étudiant.
6. Participation aux actions de recherche inhérentes aux projets 1, 2 et 3 présentés ci-après.

1.4.2. Réponses à des appels d'offre (participation au montage de projets)

1. Analyse de la biodiversité selon différentes échelles spatio-temporelles chez les espèces du genre *Santalum* : évolution et fonction de cette diversité. Diversité du Santal dans le Sud Pacifique. En réponse à l'appel à projet de recherche 2001 de MEDD-ECOFOR. Responsables du projet : Jean-Marc Bouvet et Isabelle Olivieri. Participation au montage. Forte participation aux relevés de terrain.
Publications : L. Bottin, J. Tassin, R. Nasi, JM Bouvet (2007) ; L. Bottin, D. Verhaegen, J. Tassin, I. Olivieri, A. Vaillant, J.-M. Bouvet (2005).
2. Structure et dynamique de la diversité génétique de *Captaincookia margaretae* dans les zones de forêt sèche en Nouvelle-Calédonie. Projet monté sur financement du Programme de Conservation des Forêts Sèches de Nouvelle-Calédonie. Responsable : Jacques Tassin, puis Laurent Maggia et Daniel Verhaegen. Participation aux premiers relevés sur le terrain.
3. Valorisation de la biodiversité du maquis minier néo-calédonien : justification écologique d'un choix de plantes indigènes pour la revégétalisation de sites miniers, par l'étude de leur germination. En réponse à l'appel à projet de recherche 2002 du Ministère de l'Outre-Mer. Responsable du projet : Jacques Tassin.
4. Colonisation des paysages de Nouvelle-Calédonie par le niaouli (*Melaleuca quinquenervia*) : mécanismes biologiques et impact sur la biodiversité. En réponse à l'appel à projet de recherche 2004 du Ministère de l'Outre-Mer. Responsable du projet : Jacques Tassin, puis Laurent Maggia.
5. Identification of optimum genetic resources for establishment of local species of sandalwood for plantations and agroforests in Vanuatu and Cape York Peninsular (FST/2002/097). En réponse à un appel d'offres 2002 de l'ACIAR (Australie). Responsable du projet : Roger Leakey (Université James Cook, Cairns). Participation au montage.
6. Stratégies adaptatives et dynamique des biodiversités végétale et microbienne des écosystèmes ultramafiques en Nouvelle-Calédonie (Projet ULTRABIO) (ANR). Participation au montage.
7. Projet Era-Net Biodiversa How, why and where will tree species survive increasing pressure: providing diagnosis and decision-making criteria to attenuate the effect of global change on biodiversity in the Congo basin forests. Participation au montage (en cours d'évaluation ; présélectionné).

1.5. Divers

- Relecteur de 22 articles pour les revues suivantes : *Acta Botanica Gallica* (1 article), *African Journal of Ecology* (1 article), *Bois et Forêts des Tropiques* (11 articles), *Forest Ecology and Management* (1 article), *International Journal of Biological and*

Chemical Sciences (1 article), *Journal of Biogeography* (1 article), *Revue d'Ecologie – Terre Vie* (4 articles), *Weed Research* (2 articles).

- Organisation, accueil, animation du « *field trip New Caledonia* » du XXe congrès mondial de l'IUFRO (Brisbane, 8-13 août 2005).
- Membre du comité d'organisation du colloque international « Préservation et restauration écologique en environnement tropical minier » (IRD/UNC/IAC/CIRAD), 15-20 juillet 2003, Nouméa.
- Membre du comité d'organisation de l'atelier régional sur le santal dans le Pacifique, octobre 2002, Nouméa.
- Membre du comité scientifique du Conservatoire Botanique National de Mascarin de 2000 à 2002.
- Membre des experts associés du Comité Français de l'IUCN depuis 2004.

2

Liste des publications

Les listes qui suivent sont dressées par ordre chronologique, du plus récent au plus ancien.

2.1. Articles avec facteur d'impact

1. Tassin, J., Médoc, J.M., Kull, C.A., Rivière, J.N., Balent, G. (accepté). Can invasion patches of *Acacia mearnsii* serve as colonizing sites for native plant species on Réunion (Mascarene archipelago)? *African Journal of Ecology*.
2. Derroire G., Lagrange A. & Tassin, J. (sous presse). Flowering and fruiting phenology in maquis of New Caledonia. *Acta Botanica Gallica*.
3. Kull C., Tassin J., Rambeloharisoa & Sarraill J.-M. (sous presse). Invasive Australian acacias on western Indian Ocean islands: a historical and ecological perspective. *African Journal of Ecology*.
4. Tassin J., Barré N. & Bouvet J.-M. (2008). Effects of ingestion by *Drepanoptila holosericea* (Columbidae) on the seed germination of *Santalum austrocaledonicum* (Santalaceae). *Journal of Tropical Ecology* 24: 215-218.
5. Tassin J., Triolo J. & Lavergne R. (2007). Ornamental plant invasions in mountain forests of Réunion (Mascarene Archipelago): a status review and management directions. *African Journal of Ecology* 45(3): 444-447.
6. Derroire, G., Schmitt L., Rivière J.-N., Sarraill J.-M. & J. Tassin (2007). Regeneration of *Weinmannia tinctoria* on Reunion Island (Mascarene Archipelago) depends on tree ferns. *Journal of Tropical Ecology* 23(4): 487-492.
7. Tassin J., Clergeau Ph. & Rivière J.-N. (2007). Reproductive versus vegetative recruitment of the invasive tree *Schinus terebenthifolius*: implications for restoration on Reunion Island. *Restoration Ecology* 15(3): 412-419.
8. Kull C.A., Tassin J., Haripriya R. (2007). Multifunctional, scrubby, and invasive forests? Wattles in the highlands of Madagascar. *Mountain Research and Development* 27(3): 224-231.
9. Bocquet, A., Chambrey C., Derroire G & Tassin J. (2007). Modes de colonisation de la savane arborée par des plantes de forêt tropicale sèche en Nouvelle-Calédonie. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* 62 : 87-91.

10. Bottin L., Tassin, J., Nasi R. & Bouvet J-M. (2007). Molecular, quantitative and abiotic variables for the delineation of evolutionary significant units: case of sandalwood (*Santalum austrocaledonicum* Vieillard) in New Caledonia. *Conservation Genetics* 8(1) : 99-109.
11. Tassin J., Derroire G., & Rivière J.-N. (2006). Variation morphométrique des feuilles de *Aphloia theiformis* le long d'un gradient altitudinal à la Réunion. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* 61(4): 397-400.
12. Tassin J., Rivière J.-N., Cazanove M. & Bruzzese E. (2006). Ranking of invasive woody plant species for management on Réunion Island. *Weed Research* 46(5): 388-403.
13. Tassin J., Lavergne C., Muller S., Blanfort V., Baret S., Le Bourgeois T., Triolo J., Rivière J.-N. (2006). Bilan des connaissances sur les conséquences écologiques des invasions de plantes à l'île de La Réunion (archipel des Mascareignes, océan Indien). *Revue d'Ecologie (Terre & Vie)* 61(1) : 35-52.
14. Bottin L., Verhaegen D., Tassin J., Olivieri I., Vaillant A., Bouvet J-M. (2005). Genetic diversity and population structure of an insular tree, *Santalum austrocaledonicum* in New Caledonian archipelago. *Molecular Ecology* 14: 1979-1989.
15. Mandon-Dalger I., Clergeau P., Tassin J., Rivière J.-N. Gatti, S (2004). Relationships between alien plants and an alien bird species on Reunion Island. *Journal of Tropical Ecology* 20: 635-642.
16. Tassin J., Derroire G., Rivière J.-N. (2004). Gradient altitudinal de la richesse spécifique et de l'endémicité de la flore ligneuse indigène à l'île de La Réunion (archipel des Mascareignes). *Acta Botanica Gallica* 151(2): 181-196.
17. Tassin J., Rivière J.-N. (2003). Gradient altitudinal de richesse en plantes invasives à l'île de La Réunion (archipel des Mascareignes, océan Indien). *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* 58 : 257-270.
18. Perret, S., R. Michellon, Boyer, T., Tassin, J. (1996). Soil rehabilitation and erosion control through agro-ecological practices on Reunion Island (French Overseas Territory, Indian Ocean). *Agriculture, Ecosystems and Environment* 59: 149-157.

TABLEAU 1 – Résumé des articles avec facteur d'impact. Les données sont renseignées d'après l'édition 2006 de l'ISI Web of Knowledge.

Journal	Facteur d'impact	Catégorie	Nb.	Rang d'auteur
<i>Molecular Ecology</i>	4.825	Biochemistry & Molecular Ecology	1	3/6
<i>Agriculture Ecosystems & Environment</i>	1.832	Agriculture	1	4/4
<i>Weed Research</i>	1.705	Agronomy	1	1/4
<i>Restoration Ecology</i>	1.612	Ecology	1	1/3
<i>Conservation Genetics</i>	1.429	Biodiversity Conservation	1	2/4
<i>Journal of Tropical Ecology</i>	1.277	Ecology	3	1/3, 5/5, 3/5
<i>African Journal of Ecology</i>	0.685	Ecology	3	1/5, 2/4, 1/3
<i>Revue d'Ecologie – La Terre et la Vie</i>	0.356	Ecology	4	1/8, 1/2, 4/4, 1/3
<i>Acta Botanica Gallica</i>	0.265	Plant Sciences	2	3/3, 1/3
<i>Mountain Research and Development</i>	0.204	Environmental Sciences	1	2/3
				18

2.2. Autres articles

La liste qui suit réunit les articles acceptés, sous presse, ou publiés dans les revues à comité de lecture sans facteur d'impact.

1. Tassin, J., Bellefontaine, R., Roger, E., Kull, C. (sous presse). Evaluation préliminaire des risques d'invasion par les essences forestières introduites à Madagascar. *Bois et Forêts des Tropiques*.
2. Tassin, J., J.-M. Sarrailh, Rivière, J.-N. (2007). Essences forestières et invasions : des systèmes de prédiction de plus en plus fiables. *Bois et Forêts des Tropiques* 292(2): 71-79.
3. Tassin, J. & Balent, G. (2004). Le diagnostic d'invasion d'une essence forestière en milieu rural : exemple d'*Acacia mearnsii* à La Réunion. *Revue Forestière Française* 56 (2): 132-142.
4. Tassin, J. & Rivière, J.-N. (2004). Durée optimale d'écoute pour la détermination d'indices ponctuels d'abondance dans les paysages ruraux des Hauts de La Réunion. *Alauda* 72 (3): 187-191.
5. Tassin, J. & Rivière, J.-N. (2001). Le rôle potentiel du *Leiothrix* jaune *Leiothrix lutea* dans la germination de plantes envahissantes à La Réunion (océan Indien). *Alauda* 69 (3): 37-41.
6. Tassin, J., Michon, R., Orazio, C. (1998). Substitution d'espèces dans des reboisements de protection de filaos déperissants à la Réunion. *Bulletin Technique de l'ONF* 36 : 91-96.
7. Tassin, J. & Rivière, J.-N. (1998). Evaluation de l'impact des plantations forestières sur l'avifaune : application au littoral réunionnais. *Bois et Forêts des Tropiques* 258 : 37-47.
8. Mallet, B., Depommier, D., Besse, F., Sarrailh, J.-M., Tassin, J., Peltier, R. & Montagne, P. (1997). L'arbre en milieu rural ou l'émergence de l'agroforesterie. *Bois et Forêts des Tropiques* 252 : 25-38.
9. Besse, F., Sarrailh, J.-M. & Tassin, J. (1997). Conservation des sols et agroforesterie. *Bois et Forêts des Tropiques* 252(2) : 30-33.
10. Tassin, J., Hervé, C., Lesueur, D. & Rivière, J.-N. (1997). Le dépérissement du filao à La Réunion. *Bois et Forêts des Tropiques* 253 : 37-46.
11. Lesueur, D., Tassin, J., Enilorac, M.-P., Sarrailh, J.-M. & Peltier, R. (1996). La symbiose *Calliandra calothyrsus-rhizobium* : spécificité de la plante-hôte pour noduler et fixer l'azote atmosphérique. Caractéristiques biochimiques et symbiotiques du partenaire microbien. *Bois et Forêts des Tropiques* 248 : 43-59.
12. Mandret, G. & Tassin, J. (1996). Intérêt fourrager de *Calliandra calothyrsus* en altitude à La Réunion. *Revue d'Elevage et de Médecine Vétérinaire des Pays Tropicaux* 49 (4) : 335-340.
13. Lesueur D., Tassin J., Enilorac M.P., Sarrailh J.M., Peltier R. (1996). Improving *Calliandra* growth. *Agroforestry Today* 8(3) : 12-13.
14. Tassin, J. (1995). Bilan de la protection des bassins versants au Lac Alaotra (Madagascar). *Bois et Forêts des Tropiques* 246 : 7-22.
15. Tassin, J., Perret, S. & Cattet, R. (1995). Impact du *Calliandra* sur la porosité d'un andosol. *Bois et Forêts des Tropiques*, 245: 91-99.

16. Hermet, M. & Tassin, J. (1994). Germination du Bois Puant à l'île de La Réunion. *Bois et Forêts des Tropiques* 243 : 41-49.
17. Tassin, J. & Hermet, M. (1994). Les dégâts du cyclone Hollanda à La Réunion. *Bois et Forêts des Tropiques* 240: 29-36.

2.3. Ouvrages et chapitres d'ouvrages

1. Tassin J. (en cours, sur financement du Fonds Pacifique). Introduction d'arbres et arbustes en Océanie : histoire, usages et conséquences. 185 p.
2. Tassin, J. (2005). Beautés fatales. In : Torquebiau E. (ed.). *Biodiversité. La contribution du CIRAD : nature, sociétés et biodiversité*. Montpellier : CIRAD, p. 24-25.
3. Rivière J.N., Tassin J. (2002). Arbres et arbustes introduits à La Réunion. Editions Orphie, Saint-Denis, La Réunion. 102 p.
4. Tassin J., Rivière J.-N. (2002). Guide de choix d'essences de reboisement à La Réunion. Editions CKC, Saint-Pierre, La Réunion. 92 p.
5. Perret, S., Michellon R., Tassin J. (1998). Agroecological practices as tools for the sustainable management of catchments susceptible to erosion: Réunion Island. *The sustainable management of tropical catchment*. D. Harper and T. Brown (Eds). Chichester, Royaume-Uni, John Wiley & Sons: 77-88.
6. Tassin J. (1990). Agroforesterie et conservation des sols. Editions Nature & Progrès. 140 p.

2.4. Communications orales à des colloques et séminaires.

1. Tassin, J. (2007). Variabilité intra-spécifique de traits de reproduction chez les plantes invasives à La Réunion. *Colloque Invasions biologiques et traits d'histoire de vie*. Rennes, 14-16 novembre 2007.
2. Malézieux, E., Lamanda, N., Laurans, M., Tassin J. & Gourlet-Fleury S. (2007). Plant Functional Traits and Types: their relevance for better understanding the functioning and properties of Agroforestry Systems. *Second International Symposium on Multi-Strata agroforestry systems with perennial crops - Making ecosystem services count for farmers, consumers and the environment*. September 17-21, 2007 Turrialba, Costa Rica.
3. Tassin, J. (2006). Les invasions biologiques, enjeu majeur de développement. *Journée Biodiversité, Cirad*, 02 septembre 2006.
4. Barré, N., Le Bourgeois, T., de Garine-Wichatitsky, M., Tassin, J., Blanfort, V. & Strasberg, D. (2005). Stratégies et méthodes innovantes développées par la recherche dans les territoires français du Pacifique et de l'océan Indien occidental pour limiter l'impact des espèces envahissantes. *Proceedings of Caribbean food crops society*. The Caribbean food crops society, 11-15 juillet 2005, Guadeloupe.
5. Bottin, L., Isnard, C., Colin, G., Tassin, J. & Bouvet, J.-M. (2005). Chemical Variability of sandalwood populations in New Caledonia. *Regional workshop on sandalwood research, development and extension in the Pacific islands and Asia*. Nadi, Fiji, 28 november - 01 December 2005.

6. Bouvet, J.-M., J.-F. Butaud, Cardi, C., Nasi, R., Tassin, J. & Verhaegen, D. (2005). Molecular and morphometric diversity in *Santalum insulare* and *Santalum austrocaledonicum*. *Proceedings of the regional workshop on sandalwood research, development and extension in the Pacific islands and Asia*, Nouméa, New Caledonia, SPRIG - CPS.
7. Tassin, J. & Lagrange, A. (2005). A phytosociological approach to *Santalum austrocaledonicum* var. *pilosulum* in New Caledonia. *Proceedings of the regional workshop on sandalwood research, development and extension in the Pacific islands and Asia*. Nouméa, New Caledonia, CPS.
8. Tassin, J. (2005). Status of research on *Santalum austrocaledonicum* in New Caledonia: current knowledge and future prospects. *Proceedings of the regional workshop on sandalwood research, development and extension in the Pacific islands and Asia*. Nouméa, New Caledonia, SPRIG - CPS.
9. Tassin, J., Cornu-Mercky, S., Azais, T. & Brinkert, M. (2005). Country report of New Caledonia. *Regional workshop on sandalwood research, development and extension in the Pacific islands and Asia*. Nadi, Fiji, 28 november- 01 December 2005.
10. Tassin, J., Hnepeune, S., Azais, T., Ricci, J.-P. & Dessert, A. (2005). Country report of New Caledonia. *Proceedings of the regional workshop on sandalwood research, development and extension in the Pacific islands and Asia*. Nouméa, New Caledonia, SPRIG-CPS, oct. 2002.
11. Fogliani, B., Amir, H., Barré, N., Bouraima-Madjebi, S., Brescia, F., Buttaud, J.-F., Chazeau, J., Cibois, A., Géraux, H., Jaffré, H., Keith, Ph., Meyer, J.-Y., Perrier, N., Pineau, R., Tassin, J., Thibault, J.-C. & Whitaker, T. (2004). De la connaissance spécifique à l'approche biomoléculaire des écosystèmes terrestres insulaires du Pacifique. *Assises de la Recherche Française dans le Pacifique*.
12. Tassin, J. (2004). Choix des espèces et multiplication pour la restauration écologique. *Séminaire restauration des Forêts Sèches*, 10-12 mars 2004.
13. Tassin, J., Kagy, V., Lemerre, Z., Mille, C., Desvals, L., Simon, S., Ratiarson, O. & Barré, N. (2004). Agriculture océanienne et environnement. *Assises de la Recherche Française dans le Pacifique*.
14. Tassin, J., Jaffré, T., Pelletier, B., Sarrailh, J.-M. (2003). Thirty years of ecological restoration of the New Caledonian mining sites. *Colloque international Preservation and ecological restoration of tropical mining environments*. IRD/UNC/IAC/CIRAD, 15-20 juillet 2003, Nouméa.
15. Tassin, J. (2003). Altitudinal gradients of exotic plant richness: a comparison between Reunion Island and New Caledonia. *Regional Workshop on invasive species in Pastoral Areas*. Koné, 24-28 nov. 2003, Nouvelle-Calédonie.
16. Tassin, J. (2003). Presentation of the IAC/CIRAD forestry programme in New Caledonia. *SPC Regional Forestry Programme, 2003 Heads of Forestry Meeting*, 19-23 May 2003. Nadi, Fiji.
17. Perrier, N., Ducousso, M., Rivière, T., Tassin, J., Dumontet, V., Contesto, C., Cossegal, M., Amir, H., Nourissier-Mountou, S., Dreyfus, B., Colin, F., Prin, Y. (2003). Importance of ectomycorrhizal fungi in ecological restoration of mining sites in New Caledonia, Koniambo Massif. In : IAC, IRD, UNC. *International Meeting on Preservation and Ecological Restoration in Tropical Mining Environment*. Abstracts, 15-20 Juillet 2003, New Caledonia .
18. Tassin, J. (2000). Introduction d'espèces pour la foresterie ou la foresterie et risques d'invasion biologique. In : Jandl Robert (ed.), Devall Margaret (ed.), Khorchidi Margarete (ed.), Schimpf Eva (ed.), Wolfrum Gerda (ed.),

- Krishnapillay Baskaran (ed.). *Forests and society: The role of research. Poster abstracts*. Vienna : IUFRO, p. 471-472. IUFRO World Congress. 21, 2000-08-07/2000-08-12, Kuala Lumpur, Malaisie.
19. Tassin, J. (1999). L'agroforesterie face aux risques d'introduction d'espèces envahissantes : le cas des essences ligneuses du groupe des légumineuses. In : Rasolo F. (ed.), Raunet Michel (ed.). *Gestion agrobiologique des sols et des systèmes de culture*. Atelier international sur la gestion agrobiologique des sols et des systèmes de culture, 1998-03-23/1998-03-28, Antsirabe, Madagascar. Montpellier : CIRAD, p.489-491.
 20. Tassin, J. (1999). Démarches de recherche-développement en agroforesterie à la réunion : limites et contraintes. In : Rasolo F. (ed.), Raunet Michel (ed.). *Gestion agrobiologique des sols et des systèmes de culture*. Atelier international sur la gestion agrobiologique des sols et des systèmes de culture, 1998-03-23/1998-03-28, Antsirabe, Madagascar. Montpellier : CIRAD, p.483-488.
 21. Tassin, J. (1999). Introduction d'essences ligneuses et invasions biologiques dans les îles tropicales océaniques. *Journées de Géographie Tropicale : Îles Tropicales et mondialisation*. Université de Saint-Denis, La Réunion, septembre 1999.
 22. Tassin, J., Mallet, B., & Pelletier, R. (1997). Impact de la jachère à *Acacia mearnsii* sur l'avifaune réunionnaise. *L'agroforesterie pour un développement rural durable*, Montpellier, France, CIRAD - INRA.
 23. Lesueur, D., Tassin, J., Enilorac, M. P, Sarrailh, J.M., & Peltier, R. (1996). Study of the *Calliandra calothyrsus*-*Rhizobium* nitrogen fixing symbiosis. *International Workshop on the Genus Calliandra*. Forest, Farm, and Community Tree Research Reports. Special Issue, 1996, 62-74.
 24. Tassin, J., Perret, S., Michellon, R., Cattet, R. & Lesueur, D. (1996). Improving soil physical properties with *Calliandra* hedgerows in Reunion Island. In: D.O. Evans (ed.). *Proceedings of the International Workshop on the Genus Calliandra*. Forest, Farm and Community Tree Research Reports (Special Issue). Winrock International, Morrilton, Arkansas, USA, Pp. 164-167.
 25. Perret, S., Michellon, R. & Tassin, J. (1995). Soil loss control and soil properties improvement based on cropping systems with cover plants and hedgerows in Reunion Island. *Proceedings of the third ESA Congress*, Abano-Padova, Italie, 18-22 sept.1994, p.736-737.
 26. Tassin, J., Hermet, M. & Quilici, S. (1995). First results on *Leucaena diversifolia* Buitenzorg resistance to leucaena psyllid, *Heteropsylla cubana*, in Reunion. In: Cielsa, W. M. and Nshubbunuki (eds). *Leucaena psyllid a treat to agroforestry in Africa*. Proceedings of a workshop, Dar-es-Salam, United Republic of Tanzania, 10 -24 October 1994. FAO, Rome (Italy). Forest Resources Div., Tanzania Forestry Research Inst. Morogo, pp. 143 - 146.
 27. Tassin, J. (1995). La recherche-développement face aux processus et acteurs de l'embocagement : le cas de la Réunion. *Atelier : méthodes participatives de recherche et de développement dans l'Océan Indien*. Ile de la Réunion, France, p.106-110.
 28. Quilici, S., Franck, A., Montagneux, B. & Tassin, J. (1995). Successful establishment on Réunion island of an exotic ladybird, *olla v-nigrum*, for the biocontrol of leucaena psyllid, *Heteropsylla cubana*. In: Cielsa, W. M. and Nshubbunuki (eds). *Leucaena psyllid a treat to agroforestry in Africa*. Proceedings of a workshop, Dar-es-Salam, United Republic of Tanzania, 10 -24 October 1994. FAO, Rome (Italy). Forest Resources Div., Tanzania Forestry Research Inst. Morogo, pp. 143 - 146.

29. Tassin, J. (1995). L'homme gestionnaire de son milieu face à l'érosion en lavaka du lac Alaotra (Madagascar). *Environnement humain de l'érosion*. Réseau Erosion Journées du Réseau Erosion, 11, Bondy (FRA), 1994/09/20-22.
30. Tassin, J. & Lassaux, J.C. (1994). Riziculture et élevage au Lac Alaotra (Madagascar) : les rouages d'une exploitation minière des bassins versants. Bulletin Réseau Erosion, nml4, ORSTOM, Montpellier, p.438-443.

3

Encadrement d'étudiants

Résumé des encadrements :

- 7 stages de DESS, DEA et M2
- 3 stages de maîtrise et M1
- 9 stages de fin d'études d'ingénieur
- 1 comité de thèse

3.1. Stages de DEA, DESS et M2

1. **Dakis Ouédraogo** (2008, 5 mois, en cours). Influence de la pluviométrie sur la croissance annuelle des arbres d'une forêt semi-décidue en République Centrafricaine. Stage de M2 Fonctionnement des Ecosystèmes Naturels et Cultivés (FENEC), Université Montpellier II. Co-encadrants : Sylvie Gourlet-Fleury, Vincent Freycon et Jacques Tassin.

Publications : néant.

Statut actuel : en cours de stage, orientation prévue en thèse.

2. **Sylvain Gomez** (2005). Interactions entre avifaune et flore ligneuse – Exemple de la forêt sèche en Nouvelle-Calédonie. Stage de DESS Productions Animales. Co-encadrants : Nicolas Barré et Jacques Tassin.

Publications :

- o Tassin, J., Boissenin, M., Gomez, S., Barré, N. Interactions between frugivorous birds and woody flora of dry forest in New Caledonia. *Journal of Tropical Ecology* (en preparation).

Statut actuel : en recherché d'emploi.

3. **Aurélié Bocquet** (2005, 5 mois). Diagnostic écologique de l'interface entre savane à niaouli, produit de l'activité humaine, et forêt naturelle en Nouvelle-Calédonie. Stage de DESS Gestion des Systèmes Agro-Sylvo-Pastoraux. Université de Paris Val-de-Marne, Créteil.

Publications :

Bocquet, A., Chambrey C., Derroire G & Tassin J. (2007). Modes de colonisation de la savane arborée par des plantes de forêt tropicale sèche en Nouvelle-Calédonie. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* 62 : 87-91.

Statut actuel : en poste à La Réunion ; travaille au sein du bureau d'études Biotope.

4. **Jean-Michel Médoc** (1998, 5 mois). La flore exotique et les peuplements à *Acacia mearnsii* dans l'Ouest et le Sud de La Réunion. Stage de DEA Environnement, Temps, Espaces et Société, Muséum National d'Histoire Naturelle.

Publications :

- Tassin, J., Médoc, J.-M., Kull, C., Rivière, J.-N., Balent, G. Can invasion patches of *Acacia mearnsii* serve as colonizing sites for native plant species on Réunion? *African Journal of Ecology* (accepté).

Statut actuel : a rejoint le Cirad en 2002 ; en poste à La Réunion, au sein de l'UPR « Risque environnemental lié au recyclage » et achève la rédaction de sa thèse.

5. **Isabelle Sigala** (1996, 5 mois). L'innovation agroforestière dans les exploitations agricoles des hauts de l'Ouest Réunionnais : diversité, logiques et conditions de mise en œuvre. Stage de Diplôme Supérieur Post-Universitaire de l'ENGREF.

Publications : néant

Statut actuel : enseignante à La Réunion.

6. **Rachel Cattet** (1994, 5 mois). Les brise-vent à La Réunion. Premiers essais, premières analyses. Stage de DESS Gestion des Systèmes Agro-Sylvo-Pastoraux, Université de Paris Val-de-Marne, Créteil.

Publications :

- Cattet, R. (1996). La légumineuse arbustive *Calliandra calothyrsus* comme protection des andosols à La Réunion. *Cahiers d'études et de recherches francophones / Agricultures* 5(3) : 157-160.
- Tassin, J., Perret, S., Michellon, R., Cattet, R. & Lesueur, D. (1996). Improving soil physical properties with *Calliandra* hedgerows in Reunion Island. In: D.O. Evans (ed.). *Proceedings of the International Workshop on the Genus Calliandra*. Forest, Farm and Community Tree Research Reports (Special Issue). Winrock International, Morrilton, Arkansas, USA, Pp. 164-167.

- Tassin, J., Perret, S. & Cattet, R. (1995). Impact du *Calliandra* sur la porosité d'un andosol. *Bois et Forêts des Tropiques*, 245: 91-99.

Statut actuel : enseignante au Lycée Agricole de Coconi, à Mayotte.

7. Sylvie Maréchaux (1993, 5 mois). Les haies fourragères dans les hauts de l'Ouest à la Réunion : l'intégration de *Calliandra calothyrsus* pour une protection productive. Mémoire DESS Gestion des Systèmes Agro-Sylvo-Pastoraux. Université de Paris Val-de-Marne, Créteil. Co-encadrement Yves Roederer et Jacques Tassin.

Publications :

- Mandret, G. & Tassin, J. (1996). Intérêt fourrager de *Calliandra calothyrsus* en altitude à La Réunion. *Revue d'Elevage et de Médecine Vétérinaire des Pays Tropicaux* 49 (4) : 335-340.

Statut actuel : non connu.

3.2. Stages de maîtrise et MI

1. Julien Mahé (2004, 5 mois). Dynamique de régression de la forêt sèche en Nouvelle-Calédonie. Stage de maîtrise de l'IUP Environnement Technologie et Société (spécialisation ENVICAE) de l'Université d'Aix-Marseille I.

Publication : néant.

Statut actuel : est actuellement en thèse dans le domaine de la dynamique des paysages.

2. Mireille Cazanove (1999, 3 mois). Hiérarchisation des plantes invasives à La Réunion. Stage de Maîtrise de Biologie des Populations et des Ecosystèmes, Université Montpellier II.

Publications :

- Tassin J., Rivière J.-N., Cazanove M. & Bruzzese E. (2006). Ranking of invasive woody plant species for management on Réunion Island. *Weed Research* 46(5): 388-403.

Statut actuel : a poursuivi par un DESS Environnement (Université de Saint-Denis, La Réunion) ; travaille depuis 2003 dans le bureau d'études Biotope à La Réunion.

3 Claire Cuntz (1997, 5 mois). Les peuplements d'*Acacia mearnsii* dans le paysage réunionnais. Maîtrise de Sciences et techniques de cartographie (2^{ème} année) Université d'Orléans Faculté des Lettres, Langues et Sciences Humaines.

Publication : néant.

Statut actuel : Maître de conférences à l'Université Lyon 2.

3.3. Stages d'études d'ingénieur

1. **Sylvain Pottier** (2007, 6 mois). Intérêt de la conservation de la flore indigène de l'île de Pâques. Mémoire de fin d'études de l'Ecole d'Ingénieurs-Agro-Développement International (ISTOM). Co-encadrement Pierre Lennes et Jacques Tassin.

Publications :

- Tassin, J., Pottier, S., Blanfort, V. Threats on the conservation of native vegetation of Rapa Nui: horse herds and plant invaders. *Biological Conservation* (en préparation).

Statut actuel : en recherche d'emploi.

2. **Chloé Monta** (2005, 6 mois). Analyse phyto-écologique d'un site témoin et d'un site dégradé de forêt sèche. Stage réalisé dans le cadre d'une année de césure au sein de la Formation des Ingénieurs Forestiers FIF-ENGREF.

Publication : néant.

Statut actuel : chargée de mission forêt auprès de la Charte Forestière du Massif d'Annot.

3. **Florian Steierer** (2004, 6 mois). Inventaire des populations de Santal (*Santalum austrocaledonicum*) sur les îles de Lifou et Ouvéa, Nouvelle-Calédonie. Stage de fin d'études de la Formation des Ingénieurs Forestiers FIF-ENGREF.

Publications :

- Tassin, J., Brinkert, M., Steierer, F. (2005). Bilan du dernier inventaire du santal aux îles Loyauté. *Les cahiers de l'agriculture et de l'environnement* 13 : 16-17.

Statut actuel : basé en Suisse où il travaille pour la Commission Economique des Nations Unies pour l'Europe (UNECE).

4. **Martin Brinkert** (2003, 6 mois). Inventaire des populations de Santal (*Santalum austrocaledonicum*) sur l'île de Maré, Nouvelle-Calédonie. Stage de fin d'études de la Formation des Ingénieurs Forestiers FIF-ENGREF.

Publications :

- Tassin, J., Brinkert, M., Steierer, F. (2005). Bilan du dernier inventaire du santal aux îles Loyauté. *Les cahiers de l'agriculture et de l'environnement* 13 : 16-17.
- Tassin, J. (2003). Sandalwood resource assessment in Mare Island (New Caledonia): a new approach using different spatial scales. *Pacific Islands Forests and Trees* (4/03): 5-6.

Statut actuel : en poste à la Direction du Développement Economique et de l'Environnement, Province Nord, Nouvelle-Calédonie.

5. Géraldine Martin (2004, 5 mois). Etude de l'effet de la fumée sur la germination d'espèces végétales du maquis minier de Nouvelle-Calédonie. Stage de 3^{ème} année de l'Ecole Nationale des Ingénieurs de l'Horticulture et du Paysage (Angers).

Publications : néant.

Statut actuel : non connu.

6. Géraldine Derroire (2001, 2 mois). Facteurs d'invasibilité des milieux naturels à La Réunion. Stage de 1^{ère} année de la Formation des Ingénieurs Forestiers FIF-ENGREF.

Publications :

- Tassin, J., Derroire, G., Rivière, J.-N. (2004) Gradient altitudinal de la richesse spécifique et de l'endémicité de la flore ligneuse indigène à l'île de La Réunion (archipel des Mascareignes). *Acta Botanica Gallica* 151(2) : 181-196.
- Tassin, J., Derroire, G., Rivière, J.-N. (2006). Variation morphométrique des feuilles de *Aphloia theiformis* le long d'un gradient altitudinal à La Réunion. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* 61(4) : 397-400.
- Derroire, G., Schmitt L., Rivière, J.-N., Sarrailh, J.-M., Tassin, J. (2007). The essential role of tree-fern trunks in the regeneration of *Weinmannia tinctoria* in rain forest on Réunion, Mascarene Archipelago. *Journal of Tropical Ecology* 23 : 487-492.

Statut actuel : en poste à la Direction Départementale de l'Agriculture et de la Forêt des Bouches-du-Rhône. Géraldine Derroire a également réalisé son stage de fin d'études sur la dynamique de *Weinmannia tinctoria* à La Réunion, sur des bases protocolaires que j'avais initiées avec Laurent Schmitt, son maître de stage en titre. Je faisais partie du jury à la soutenance de son rapport. Elle est ensuite devenue VCAT au sein de mon service de 2004 à 2005 alors que j'étais affecté en Nouvelle-Calédonie. Nous avons ensemble entrepris la publication, encore incomplète, des principaux résultats de ces deux études (voir ci-dessus).

7. Joël Rabesa (1997, 6 mois). Etude des pratiques d'aménagement et de gestion des haies fourragères à La Réunion. Stage de fin d'études de l'ISARA.

Publications : néant.

Statut actuel : enseignant au collège Thérésien Cadet de Ste Rose (La Réunion)

8. Laurent Mailait (1996, 6 mois). Formalisation d'un réseau de haies brise-vent de référence à la Réunion : premières investigations : premiers résultats. Stage de fin d'études de l'ISTM.

Publications : néant.

Statut actuel : en poste au Burundi où il est coordinateur d'un programme de sécurité alimentaire.

9. **Christelle Hervé** (1995, 6 mois). Diagnostic écologique et forestier du dépérissement de *Casuarina equisetifolia* en forêt d'Etang-Salé (Réunion). Diplôme d'Agronomie Approfondie ENSAIA.

Publications :

- Tassin J., Hervé C., Lesueur D., Rivière J.N. (1997). Le dépérissement du filao à La Réunion. *Bois et Forêts des Tropiques* 253 : 37-46.
- Tassin J., Michon R., Orazio C. (1998). Substitution d'espèces dans des reboisements de protection de filaos dépérissants à la Réunion. *Bulletin Technique - ONF* 36 : 91-96.

Statut actuel : en poste à l'ITCF.

3.4. Comité de thèse

1. **Nicolas Perrier** (2002, 2005). Bio-Géodiversité fonctionnelles des sols latéritiques miniers : Applications à la restauration écologique (Massif du Koniambo, Nouvelle-Calédonie. Thèse effectuée à l'Université de Nouvelle-Calédonie. Encadrement de la partie relative à l'étude de la végétation.

Publications :

- Perrier, N., Ducouso, M., Rivière, T., Tassin, J., Dumontet, V., Contesto, C., Cossegal, M., Amir, H., Nourissier-Mountou, S., Dreyfus, B., Colin, F., Prin, Y. (2003). Importance of ectomycorrhizal fungi in ecological restoration of mining sites in New Caledonia, Koniambo Massif. In : IAC, IRD, UNC. *International Meeting on Preservation and Ecological Restoration in Tropical Mining Environments*. Abstracts, 15-20 Juillet 2003, Nouvelle Calédonie.

Statut actuel : décédé en juin 2006.

Deuxième partie

Synthèse des travaux de recherche et perspectives

Introduction

Une approche élargie de la dispersion des plantes

Dans cette partie, j'introduis les concepts que je mobilise dans la suite du document, en m'appuyant alors sur une synthèse bibliographique d'une huitaine de pages. Afin de ne pas alourdir cette partie au détriment de l'exposition de mes travaux, j'ai choisi de ne me référer qu'à la dispersion proprement dite, sans m'attarder sur le thème des introductions d'espèces liées aux activités humaines et aux invasions biologiques qui peuvent en résulter. Cette introduction s'achève par l'explication des questions de recherche qui sous-tendent le reste du mémoire.

a. Problématique

« Un jour, un homme s'arrêta devant un arbre. Il vit des feuilles, des branches, des fruits étranges. A chacun, il demandait ce qu'étaient cet arbre et ces fruits. Aucun jardinier ne put répondre : personne n'en savait ni le nom, ni l'origine ». Le poète persan Djâlal Al-Din Al-Rûmi, (1207-1273), auteur de ces propos, hésitait-il entre plusieurs mécanismes possibles expliquant la présence d'une plante inconnue de tous : dispersion, immigration, ou introduction ?

Une telle démarche analytique est à l'évidence peu probable. Pour autant, bien avant Charles Lyell, d'aucuns s'interrogeaient sur la mobilité des plantes, si peu détectable à nos sens et nos échelles usuelles de perception que le seul fait de l'évoquer relevait d'une hardiesse poétique, telle Macbeth à qui il sembla un soir, selon Shakespeare, « *que la forêt se mettait tout à coup en mouvement* ». De tels changements échappent en effet à notre perception immédiate, comme le veut la loi de Fechner selon laquelle « *la sensation varie comme le logarithme de l'excitation* ». Pourtant, au cours de leur vie (10^6 à 10^7 ans en moyenne), les espèces végétales sont confrontées à un grand nombre d'oscillations climatiques (tous les 10^4 à 10^5 ans). Certaines disparaissent, d'autres s'adaptent, mais la grande majorité migrent.

Le règne végétal procède d'un mouvement permanent s'opérant à diverses échelles spatio-temporelles. Mais il a rencontré chez l'homme un vecteur de dispersion dont l'efficacité depuis les grandes navigations s'avère sans égal. Cette dispersion opérée par l'homme porte le nom spécifique d'introduction, par opposition aux processus d'immigration naturels. Dans le sillage des migrations humaines, de véritables « *forêts en marche* » se sont engouffrées.

A tel point que la biodiversité actuelle résulte non plus seulement de processus évolutifs et de flux de gènes anciens, mais de leur interaction avec des processus écologiques récents liés à l'activité humaine (Gillespie *et al.*, 2008). Au fur et à mesure

que le monde vivant, voué aux changements globaux, se révèle de moins en moins immuable, il apparaît vital de saisir les mouvements qui en sous-tendent les processus fondamentaux. Plaidant pour l'émergence d'une écologie du mouvement, Daniel Janzen précisait récemment que cela permettrait peut-être de donner enfin au mouvement la place qu'il devrait occuper en biologie (Holden, 2006).

b. Définitions

Toute dispersion procède d'un mouvement s'établissant sur une distance et faisant appel à un vecteur. Les mouvements de plantes renvoient aux processus de dispersion, d'introduction et d'immigration (que par commodité de langage, je remplacerai parfois par migration). Ces concepts s'envisagent respectivement aux échelles de l'individu, de la population, et de l'espèce mais apparaissent tous indissociables d'un processus élémentaire : la *dispersion de propagules* (en anglais : *seed dispersal*). Lyell, qui entrevit le rôle fondamental de la dispersion dans la distribution actuelle des espèces, distinguait la *dissémination*, s'adressant alors aux principes de transport de graines, de la *dispersion*, décrivant alors les processus permettant aux plantes d'occuper de nouvelles « habitations », hors de leur « province botanique d'origine » (Lyell, 1832, chapitres V à VII). De tels termes ne sont plus en cours.

La *dispersion* est communément définie comme un « mouvement de semences à partir de leurs plantes parentes » (Nathan & Muller-Landau, 2000). Elle constitue le mouvement d'un organisme depuis sa source parentale (Nathan, 2001), mais elle représente également le trajet de cet organisme depuis sa naissance jusqu'en un autre lieu (Bullock *et al.*, 2002). La dispersion procède donc à la fois (i) d'un processus de transport, (ii) de l'acquisition d'un nouveau positionnement dans l'espace (dissémination spatiale), mais (iii) elle constitue également une phase du cycle de développement séparant le détachement du fruit de son support et son positionnement définitif précédant, dans le meilleur des cas, la germination. Van der Pijl (1982) intègre ces trois composantes en définissant la dispersion comme « les modalités et les moyens que les plantes supérieures emploient pour atteindre des sites où une nouvelle génération peut s'établir ». Pour certains auteurs, la barochorie, qui procède de la dissémination des fruits par gravité et reste donc exempt de l'agent de dispersion, ne constitue pas une dispersion à proprement parler (Willson & Traveset, 2000).

La *migration* se rattache communément au déplacement d'une population lui permettant de se soustraire à des conditions environnementales devenues défavorables. L'*immigration* désigne l'entrée de cette population migrante en un nouveau lieu. Elle représente en quelque sorte une représentation de la migration, du point de vue d'un lieu géographique vers lequel elle tend.

La migration relève par conséquent d'un niveau d'organisation et d'échelles spatiales supérieurs à ce qui se rattache aux processus de dispersion. La migration suppose en outre que les propagules dispersées recouvrent la variabilité génétique nécessaire à l'adaptation de la population immigrante à de nouvelles contraintes environnementales. La migration de plantes, dès lors que les conditions environnementales sont modifiées, relève nécessairement d'une reproduction sexuée. L'émission d'une propagule végétative (ex : rameau chez une plante aquatique) ne procède assurément que d'une dispersion restreinte au plan spatial comme au plan adaptatif et ne peut constituer le support d'une migration.

Enfin, l'introduction est définie comme « le mouvement, par l'intermédiaire de l'homme, d'une espèce, d'une sous-espèce ou d'un taxon de niveau inférieur (incluant quelque partie que ce soit, tels des gamètes ou des propagules capables de survivre et dès lors de se reproduire) hors de leur aire de répartition naturelle (présente ou passée) » (IUCN, 2002). L'introduction constitue l'aboutissement d'une dispersion dont le vecteur est l'homme, dispersion que l'on pourrait dès lors qualifier d'*anthropochorie*. Elle renvoie néanmoins à des échelles géographiques larges, ne descendant guère au-dessous de la région ou du territoire. Enfin, elle est souvent délibérée mais elle peut également rester involontaire.

L'introduction et la migration s'appuient donc toutes deux sur des processus de dispersion, s'exerçant de surcroît à des échelles spatiales comparables.

c. Intérêt biologique de la dispersion

Au sein du monde végétal, l'évolution a favorisé la présence d'un nombre limité de mécanismes de dispersion permettant d'améliorer la fitness de la plante (Willson & Traveset, 2000). A ces mécanismes correspondent des syndromes morphologiques de dispersion identifiés dès 1785 par Holmberger (Van der Pijl, 1982). Les structures morphologiques favorables à la dispersion, dont on trouvera la description la plus complète dans l'ouvrage fondateur de Van der Pijl (1982), représentent toutefois un coût énergétique pour la plante (Wenny, 2001). Par exemple, l'élaboration de tissus charnus enveloppant la graine, compromis concédé pour assurer le transport de cette graine par un agent de dispersion animal, ne semble pouvoir s'envisager sans un gain dans la fitness de la plante.

Plusieurs hypothèses ont été avancées dans ce sens. L'intérêt adaptatif qu'apporte la dispersion relève alors de trois domaines : (i) l'échappement aux espaces proches des parents où les densités de plantules sont trop élevées (*hypothèse d'échappement*), (ii) la colonisation d'espaces ouverts, qu'il s'agisse de la colonisation de nouveaux espaces ou de l'intégration aux successions de végétation (*hypothèse de colonisation*), (iii) et la dispersion orientée vers des sites favorables à la faveur de la zoochorie (*hypothèse de dispersion dirigée*), qu'accompagne parfois une facilitation de la germination (Wenny, 2001).

c.1. Evitement d'ennemis naturels

Les pathogènes, ravageurs et herbivores concentrant généralement leurs activités dans des espaces où les ressources sont abondantes, un éloignement par rapport à de telles concentrations apparaît certes comme un gage de survie (Howe, 1993). En revanche, une représentation générale précisant quelles plantes font l'objet de ce type d'attaque et en quelles circonstances (saisons, habitat, densité des adultes) fait encore défaut (Willson & Traveset, 2000). La présupposition de cet intérêt adaptatif se traduit par l'*hypothèse d'échappement* présentée plus bas (voir d. Cadre conceptuel).

c.2. Colonisation

L'intérêt adaptatif que représente la possibilité de coloniser de nouveaux espaces est d'autant plus patent que les sites en question paraissent se distribuer de manière imprédictible, dans l'espace et dans le temps, comme c'est le cas des trouées consécutives à la chute d'arbres (Luken *et al.*, 1997). La production abondante de

semences autour des semenciers permet de maximiser le nombre de sites couverts par la pluie de graines, et accroît les chances de voir apparaître des sites favorables dans un proche avenir, dans le cas de graines dormantes (Wenny, 2001).

La dispersion dirigée, bien que procédant de mécanismes moins « aléatoires », relève de ce type d'intérêt adaptatif. Une alternative adaptative à la dispersion pour garantir des capacités de colonisation d'ouvertures du milieu est représentée par l'acquisition de dormances très longues (Willson & Traveset, 2000).

c.3. Facilitation de la germination

La facilitation de la germination liée à l'endozoochorie est rarement évoquée parmi les intérêts biologiques de la dispersion. Elle constitue certes un cas délicat à appréhender dans la mesure où les études comparatives conduites en laboratoire induisent des biais méthodologiques majeurs (Robertson *et al.*, 2006). Elle n'est cependant en rien un cas particulier, notamment dans les forêts tropicales où l'ornithochorie constitue le mode de dispersion dominant (Puig, 1998). La facilitation de la germination est souvent liée à la suppression de la pulpe responsable d'une inhibition chimique, mais elle peut également relever du relâchement d'une dormance tégumentaire sous l'effet des sucs digestifs.

La plupart des auteurs étudiant l'endozoochorie voient dans la facilitation de la dispersion l'une des composantes fondamentales de la dispersion par les oiseaux (Barnea *et al.*, 1991). D'autres considèrent au contraire que ce processus de facilitation de la germination ne relève pas de la dispersion en tant que telle (Wenny, 2001).

c.4. Dispersion dirigée et mutualisme diffus

L'examen du cas particulier de la frugivorie soulève la question de la dichotomie entre les caractères spécialistes ou généralistes des traits de vue d'une part, de la qualité de la dispersion d'autre part. Observant que certains oiseaux frugivores sont spécialisés au point de nourrir les jeunes exclusivement avec des fruits, Snow (1971, p.201) conclue à la manifestation d'une co-évolution, formalisée par McKey (1975), par rapprochement avec la pollinisation (Wheelwright & Orians, 1982).

Dès lors, les plantes à fruits de grande taille et riches en nutriments sont censées attirer des vecteurs biologiques assurant une dispersion de qualité, c'est-à-dire préférentiellement orientée vers des sites appropriés. A l'inverse, les espèces à petits fruits peu nutritifs relèveraient d'agents de dispersion généralistes (Howe & Estabrook, 1977). Depuis les années 1980, on sait toutefois qu'une telle co-évolution n'est jamais spécifique mais relative à des cortèges d'espèces (Herrera, 1984). Le mutualisme observé ne relève pas d'interactions spécifiques mais demeure *diffus*.

Le contre-exemple devenu classique de la supposée dépendance du tambaloque à l'égard du dodo (Temple, 1979), à l'île Maurice, ne résiste pas à l'analyse des biologistes spécialistes des Mascareignes (Cheke, 1987 ; Witmer & Cheke, 1991). L'émergence d'un paradigme dit du *mutualisme diffus* a probablement concouru à minimiser l'importance de l'hypothèse de la *dispersion dirigée*, présentée ci-après (Wenny, 1991).

d. Cadre conceptuel

Cette interprétation biologique est sous-tendue par quatre hypothèses qui constituent les bases du cadre conceptuel de la dispersion.

d.1. La double-hypothèse d'échappement et de mortalité « densité-dépendante »

Il y aura bientôt 40 ans, Janzen (1970) et Connell (1971) contribuaient les premiers à conceptualiser la dispersion des semences et ses effets, donnant lieu à ce qui devint par la suite l'hypothèse de Janzen-Connell, justifiant l'avantage adaptatif d'espèces disposant de mécanismes de dispersion efficaces (Howe & Miriti, 2000 ; Hyatt *et al.*, 2003). Cette double hypothèse considère que les patrons de dispersion, centrés sur les arbres-parents, donnent lieu d'une part à une compétition entre plantules (*hypothèse de mortalité « densité-dépendante »*), d'autre part à un relâchement de la prédation du centre vers la périphérie de ces mêmes patrons (*hypothèse d'échappement*). Au-delà d'un seuil d'éloignement, la germination des graines et le développement des plantules ne sont plus contrariés par la proximité des arbres-parents. La mortalité apparaît dès lors dépendante de la distance à l'arbre parent. En deçà de ce seuil, la mortalité serait si élevée que cette hypothèse permettrait à elle seule d'expliquer l'existence de plantes rares (Howe & Miriti, 2000).

L'hypothèse de Janzen-Connell a été confirmée chez 53 espèces du Panama (Harms *et al.*, 2000). Sa généralisation demeure toutefois récusée par d'autres auteurs, le domaine de validité apparaissant restreint à des espèces particulières (Howe & Miriti, 2000 ; Hyatt *et al.*, 2003). Les plantes qui meurent après fructification, de même que celles qui fournissent un abri (« *nurse plants* ») pour leurs propres descendants, constituent des contre-exemples permettant d'évincer la généralisation de l'hypothèse d'échappement (Foster, 1977 ; Howe & Miriti, 2004).

Quelle que soit sa validité, cette hypothèse a néanmoins contribué à jeter les bases d'une perception de la répartition des espèces non plus de manière binaire (présence ou absence), mais probabiliste. Le recrutement et l'interaction apparaissent dès lors dépendants de la dispersion (Howe & Miriti, 2000).

L'hypothèse de Janzen-Connell invite à attribuer de l'importance non pas aux processus moyens mais aux événements rares et couvrant des distances maximales. Le pic de distribution des graines, promis à une prédation maximale dans une telle hypothèse, importe moins que les graines les plus éloignées, moins nombreuses, mais en principe davantage préservées même si ce dernier point reste débattu (Willson & Traveset, 2000).

Lorsqu'il s'agit de migration ou de colonisation d'espaces nouveaux, cette notion de distance maximale garde tout son sens. En Amérique du Nord, il est par exemple établi que les migrations forestières réalisées au cours de la dernière glaciation ont nécessairement fait appel à des événements de dispersion rares et improbables, néanmoins déterminants (Clark, 1997) et semblerait-il assurés principalement par les animaux (Darwin, 1859 ; Wilkinson, 1997). En Europe, les migrations de frênes, de hêtres et de chênes au cours des 10 000 dernières années se sont établies à une vitesse moyenne de 500 m par an, ce qui est très supérieur à ce que permet d'évaluer la connaissance des processus usuels de dispersion (Wilkinson, 1999). Cette singularité de la dispersion lors d'épisodes de migration a reçu le nom de *paradoxe de Reid* (Clark *et al.*, 2001). Qu'il s'agisse de dispersion, de migration ou d'introduction, les plantes reculent les limites de leur aire de répartition en tirant parti d'événements singuliers. Ce sont les extrêmes des mouvements de propagules qui sont importants, et non leur gamme de fluctuation moyenne (Bennett, 1998).

En termes expérimentaux, les incidences ne sont pas moindres, l'étude de la vitesse de semences en situation d'air calme ou de régime de vent régulier apparaissant par exemple dénuée de pertinence, alors que les accidents

météorologiques majeurs revêtent une tout autre importance (Nathan, 2001). Néanmoins, il faut considérer que les autres hypothèses nécessitent des approches expérimentales encore plus spécifiques, de surcroît axées sur le devenir des plantules et pas seulement des graines (Wenny, 2001).

d.2. Hypothèse de dispersion dirigée

Au sein de la surface couverte par le « recouvrement semencier » (*seed shadow*) d'un arbre, le positionnement exact d'une graine arrachée de son support est le plus souvent considéré comme imprédictible (Howe, 1993). La dispersion dirigée, synonyme de qualité de la dispersion (Van der Pijl, 1982), représente dès lors un avantage sélectif précieux, augmentant la *fitness* de la plante. Pour ce faire, celle-ci doit disposer d'un vecteur biotique ou abiotique privilégiant le transport des graines jusqu'à un site approprié (Wenny, 2001). La simple concentration de la dispersion en certains points de l'espace, comme c'est par exemple le cas en présence d'arbres-perchoirs (Glyphis *et al.*, 1981 ; Ferguson & Drake, 1999 ; Toh *et al.*, 1999), ne relève pas précisément de la dispersion dirigée.

Les Loranthacées, et en particulier le gui, constituent le paradigme de la dispersion dirigée (Murphy *et al.*, 1993 ; Ladley & Kelly, 1996) mais elles n'en ont pas l'apanage. Supposés fréquents, notamment pour la dispersion impliquant les fourmis ou les corvidés, les exemples démontrant le caractère majeur de ce mode de dispersion souffrent d'un déficit d'études. Les dispositifs expérimentaux mis en place demeurent en effet le plus souvent orientés vers des processus de dispersion dits aléatoires (Wenny & Levey, 1998 ; Wenny, 2001). Ce dernier terme apparaît cependant abusif, la distribution moyenne des semences après dispersion étant toujours dépendante du positionnement de la plante-parent (Wenny, 2001).

d.3. Hypothèse de limitation par la dispersion

L'hypothèse de « limitation par la dispersion » met en avant la rareté locale des semenciers et la mortalité des semences avant (*pré-dispersion*) ou après (*post-dispersion*) dispersion (Schupp *et al.*, 2002) pour expliquer la richesse spécifique observée en milieu tropical. Trois composantes sont inhérentes à cette hypothèse : (i) la restriction quantitative de la dispersion de semences, (ii) la restriction quantitative de la distance de dispersion, et (iii) l'hétérogénéité spatiale de la dispersion. La restriction quantitative de la dispersion de semences est indépendante de la quantité de semences produites mais dépend du niveau d'activité et d'efficacité des disperseurs.

La restriction de la distance de dispersion contribue à diminuer la probabilité qu'une semence atteigne un site convenable éloigné des parents. Le patron de dispersion associé correspond à une densité maximale observée à l'aplomb de la plante, le nombre de graines dispersées décroissant ensuite avec la distance (Janzen, 1970 ; Willson, 1993). Ce type de patron est généralement modélisable par une fonction exponentielle négative (Wenny, 2001), mais reste essentiellement anisotrope. Pour une espèce à dispersion anémochore par exemple, un tel patron de distribution diffère selon l'orientation par rapport au vent (Willson & Traveset, 2000).

L'hypothèse de la limitation par la dispersion reste controversée car elle s'appuie sur des données expérimentales issues de relevés de pièges à graines inadaptés aux milieux où la zoochorie domine (Terborgh *et al.*, 1991). Les plus fortes densités se situent alors rarement à proximité des arbres parents, la distribution générale de la pluie de semences apparaissant au contraire hétérogène et plus difficilement

modélisable (Laman, 1996 ; Schupp *et al.*, 2002). De fait, le cadre conceptuel de la dispersion à commencer par l'hypothèse de Janzen-Connell, accorde peu de place à la zoochorie. Ceci nous conduit, en poursuivant cette présentation du cadre conceptuel de la dispersion, à aborder la zoochorie de manière séparée.

Dans un tour d'horizon des hypothèses justifiant la dispersion, Wenny (2001) souligne qu'aucune d'entre elles ne pourra être efficacement évaluée en l'absence d'études conduites sur de longs pas de temps. Il est en effet nécessaire, pour être à même de conclure sur l'efficacité et l'intérêt biologique de la dispersion, de ne pas s'en tenir à ce seul processus mais de l'étendre aux processus ultérieurs qu'il détermine (germination, établissement des plantules, croissance jusqu'à maturité). Resituée dans un tel cadre, l'importance de la dispersion n'en apparaît que plus relative (Howe & Miriti, 2004).

e. Patrons de dispersion spatialement agrégés liés à la zoochorie

Dans les forêts tropicales, les patrons de dispersion spatialement agrégés dominent du fait de la prééminence de la zoochorie (Schupp *et al.*, 2002). Dans la mesure où l'ornithochorie constitue l'un des objets majeurs de mes travaux, il est légitime de présenter brièvement les types de patrons de dispersion représentés par la zoochorie.

e.1. Concentration liée à l'alimentation

Le cas typique couvert par cette première catégorie est celui des roussettes, qui prélèvent des fruits pour les consommer sur un arbre particulier, au pied duquel les semences sont concentrées après chute directe ou sous forme de déjection. Des concentrations atypiques éloignées des arbres parents sont alors observées (Van der Pijl, 1957 ; Janzen *et al.*, 1976 ; Medellín & Gaona, 1999 ; Toh *et al.*, 1999).

De manière similaire, les oiseaux se perchent sur des arbres particuliers après s'être nourris, donnant lieu également à des concentrations de semences sous la forme de fèces. Ce type même de concentration de la dispersion, qui dépend du comportement alimentaire du disperseur et de la distribution de la ressource en fruits, reste peu étudié (Schupp *et al.*, 2002). Certains arbres dont la production est particulièrement abondante peuvent en outre donner lieu à des surconcentrations de fruits provenant d'arbres voisins.

e.2. Concentration liée à des sites d'observation

Chez les oiseaux, les concentrations de semences peuvent également avoir lieu à l'aplomb de perchoirs dédiés à l'exercice du chant, où les mâles passent le plus clair de leur temps durant la saison de reproduction (Schupp *et al.*, 2002). Par exemple, les mâles de *Pipra erythrocephala* (Pipridae), à Trinidad, restent perchés au même endroit pendant 88 % de la journée, ne quittant leur perchoir que durant de brefs délais (Snow, 1962).

e.3. Concentration liée à l'utilisation de latrines ou de dortoirs

Certains vertébrés supérieurs comme les rongeurs, les pécaries, les cerfs et les singes, dispersent les semences dans des taches de quelques mètres de rayon. Au Népal, *Trewia*

nudiflora est dispersé selon de tels patrons par les rhinocéros (Dinerstein, 1991). De nombreux vertébrés frugivores défèquent au repos, dans des dortoirs, donnant lieu également à des concentrations de semences (Shupp *et al.*, 2002). Selon le comportement de l'espèce considérée, ces dortoirs peuvent être fixes, ou au contraire mobiles comme c'est le cas chez les gorilles (Rogers *et al.*, 1997).

f. Etat de l'art sur l'analyse des relations entre traits de vie et dispersion

La prédiction de l'effet de l'ingestion sur la germination par l'observation de traits morphologiques relatifs aux fruits et aux graines a récemment fait l'objet d'un intérêt croissant (Römmermann *et al.* 2005; Peco *et al.* 2006; Adriaens *et al.* 2007). Dans le champ de la zoochorie, certains auteurs ont affirmé l'intérêt de recourir à des traits variant de manière continue (Römmermann *et al.* 2005; Adriaens *et al.* 2007). Les fruits charnus sont considérés comme relevant de l'endozoochorie, ce qui constitue un trait de dispersion en soi, mais des informations plus fines peuvent découler de l'observation des traits.

L'endozoochorie est en effet partiellement déterminée par les traits morphologiques des semences, tels que la dureté ou l'imperméabilité du péricarpe (Proctor 1968; Gardener *et al.* 1993; Pollux *et al.* 2005; Peco *et al.* 2006), le caractère plus ou moins collant de la pulpe (Alves-Costa & Eterovik 2007) et du péricarpe (Tassin *et al.* 2007a), la taille et la masse (Gardener *et al.* 1993; Cosyns *et al.* 2005; Peco *et al.* 2006), mais également la forme (Cosyns *et al.* 2005). De ces traits morphologiques dépendent le temps de rétention des semences au sein du tractus digestif, la durée finale de la dormance, et la germinabilité de la graine.

Des expérimentations sont nécessaires pour mieux expliciter les relations entre les traits de vie des semences et le profil de germination après ingestion (Traveset *et al.*, 2001 ; Traveset & Verdu, 2001 ; Pollux *et al.*, 2006 ; Peco *et al.*, 2007). Ces relations sont maintenant mieux connues s'agissant du lien entre la taille ou la masse d'une semence et la durée du temps de rétention pour un disperseur donné. Les semences de grande taille et de masse élevée ont en effet tendance à être déféquées plus rapidement que les semences plus petites et plus légères, de fait prédisposées à être dispersées sur de plus longues distances (Levey & Grajal, 1991 ; Gardener *et al.*, 1993 ; Adriaens *et al.*, 2007). De manière similaire, les fruits à pulpe ferme sont retenus plus longtemps (Levey, 1986).

Il ne s'agit là que des relations les plus usuelles entre les traits de vie et les agents de dispersion. Les analyses des vitesses de migration mettent en évidence qu'à de grandes échelles de temps, les oiseaux sont aussi efficaces que le vent, sinon davantage, pour faire avancer le front de migration d'une espèce végétale (Wilkinson, 1999). Au cours des migrations post-glaciaires en Europe qui se manifestèrent en Europe, les espèces à dispersion anémochores ne progressèrent pas plus rapidement que les espèces à dispersion ornithochore (Wilkinson, 1999).

Sur de telles échelles de temps, les dispersions lointaines assurées par les oiseaux, fussent-elles rares, revêtent une importance majeure. L'analyse des capacités de dispersion d'une semence d'après l'examen de traits de vie peut dès lors être réducteur (Pakeman, 2001).

g. Principales questions de recherche

L'explicitation de ces questions de recherche relève, comme je l'ai expliqué dès l'introduction de la première partie, d'une analyse *a posteriori*. Ces questions représentent davantage des axes de recherche que des questions de recherche proprement dites, même si je les exprime comme telles. Pour cette raison, je ne puis prétendre que mes travaux suivent un cheminement de recherche bâti sur une succession de résultats ou une validation d'hypothèses tout à tour testées. Ces questions de recherche n'en ont pas moins été présentes dans mon esprit, parfois de manière vivace, même si je ne me suis jamais référé explicitement et que jusqu'à cet exercice, je n'en ai jamais réellement tenté l'explicitation.

Mes travaux de recherche m'ont conduit à investir deux champs particuliers de la dispersion. D'une part, je me suis intéressé au rôle de l'homme dans les processus de dispersion, ayant moi-même assuré la fonction « *d'introducteur* » lors de mes premières années au Cirad (cf. Introduction – Première partie). Je n'avais pas encore lu Lyell mais j'avais déjà compris, honteusement après de premières années de recul, que l'homme était un puissant agent de dispersion. D'autre part, j'ai investigué le champ des processus de dispersion mis en œuvre en dehors (ou en complément) de l'action de l'homme. Je me suis intéressé aux processus biologiques inhérents à la dispersion, en examinant de près le rôle assuré par les oiseaux dans la dispersion de plantes à fruits charnus. Puis j'ai tenté d'appréhender comment la dispersion des semences dépendait de la structure des paysages et de la manière dont ils avaient été transformés. Ma thèse m'avait conduit à approcher ce type de questionnement. La présence de nouveaux agents de dispersion dans les paysages réunionnais (oiseaux frugivores introduits), l'omniprésence du relief que zébraient des coulées de lave d'âges différents m'ont offert de nouvelles opportunités pour aborder les relations entre la dispersion et le paysage.

Les questions de recherche que je distingue et qui justifient les pages qui suivent relèvent, comme je l'ai dit, d'une structuration bâtie non seulement *a posteriori*, mais reflétant peu la succession de mes choix, il est vrai souvent sous-tendus par d'autres déterminants n'ayant pas toujours directement trait à mes activités de recherche poursuivies dans la réalité des conditions d'expatriation (conciliation de la diversité des demandes souvent changeantes des partenaires auxquels j'étais associé, changements d'affectation, nature du matériel mis à disposition, etc.).

J'en identifie quatre principales auxquelles, je préfère m'en confier dès à présent, je n'ai pas la prétention d'avoir apporté des réponses définitivement convaincantes ou satisfaisantes.

En premier lieu, et s'agissant presque là d'une précaution d'usage pour un écologue, je me suis interrogé sur la manière dont la dispersion pouvait s'étudier indifféremment des échelles de temps et d'espace auxquelles elle se rapporte. Cette première question peut être énoncée comme suit : *(R₁) quels effets d'échelles se manifestent-ils dans le domaine de la dispersion des plantes?* Une telle question n'a pas été abordée frontalement, sur la base d'un dispositif expérimental ad hoc, mais au fil d'études complémentaires menées sur des étendues d'espace et de temps relativement contrastées.

Ma deuxième question, comme j'ai déjà tenté de l'exprimer, s'est imposée d'elle-même. En tant qu'introducteur de plantes à Madagascar, avais-je joué de processus singuliers, résolument différents des processus de dispersion que mettent eux-mêmes en jeu mes très lointains cousins les oiseaux? N'est-ce, entre l'introduction par

l'homme et l'immigration naturelle, qu'une question d'intensité et de fréquence ? Dans quelle mesure, dans ce jeu qui paraît si peu naturel de la part de l'homme, et qui est à la source d'invasions biologiques dont on ne peut nier de regrettables effets, subsiste-t-il au bout du compte des processus qui, si l'on se réfère aux autres agents de dispersion, ne changent pas véritablement de nature ? Une seconde question de recherche peut dès lors se résumer ainsi : *(R₂) dans quelle mesure l'introduction d'une espèce par l'homme résulte-elle de patrons particuliers et comment ces derniers s'apparentent-ils ou s'identifient-ils à des patrons de dispersion ?*

L'écologue qui arpente les forêts de La Réunion manque rarement d'observer que certains arbres produisent des fruits de grande taille dont les disperseurs potentiels (roussettes, pigeons, perroquets, tortues terrestres) ont été exterminés. Ne pouvant expérimentalement étudier la dispersion par des espèces qui avaient disparu, j'en suis naturellement venu à m'intéresser à la dispersion par des espèces qui, avant l'arrivée de l'homme, demeuraient absentes de l'île.

En testant en laboratoire l'effet de l'ingestion sur la germination de graines par des bulbul-orphée, et je n'ai pas tardé à relever une variabilité de réponses qui, au premier regard, désorientait. Tirant parti du Technicien de mon équipe dont j'ai déjà évoqué le talent d'observateur, je me suis alors intéressé aux relations entre les traits de vie des semences et la réponse germinative de ces dernières au transit intestinal imposé par un oiseau frugivore. Débordant le cadre de la facilitation de la germination, je me suis saisi de la question suivante : *(R₃) comment prédire la capacité d'une espèce à se disperser à partir de l'étude de ses traits de dispersion ?*

Mais je recherchais également une question de recherche relevant plus explicitement de la recherche appliquée. En me positionnant alors plus en aval des processus étudiés, j'ai finalement choisi d'appréhender les conséquences de la dispersion sur les communautés d'espèces en présence. Ma quatrième question était dès lors la suivante : *(R₄) Quelles sont les conséquences de la dispersion d'une espèce sur la structuration et le fonctionnement d'une communauté d'espèces ?* Je reviendrai sur ce point en détaillant mes perspectives de recherche, et je montrerai alors qu'à la vérité, bien d'autres formes de recherche appliquée peuvent être identifiées dans le domaine de la dispersion.

La présentation de mes travaux au sein de ce mémoire s'organise selon ces quatre questions de recherche, dont chacune d'elles se rattache à une partie. Confrontées les unes aux autres, ces questions plaident encore, on l'aura compris, pour une approche globale que l'on pourrait qualifier, par un psittacisme anglicisant que l'on voudra bien m'excuser, de *Seed Movement Ecology*.

Avant de conclure et de présenter mes perspectives de recherche dans le cadre d'une telle vision commune des mouvements de semences, il me reviendra ensuite de préciser, même brièvement, les limites que peut revêtir l'étude de la dispersion.

1

Dispersion des semences selon diverses échelles

Depuis ma thèse, l'approche hiérarchique m'a appris qu'un processus écologique devait s'envisager selon plusieurs niveaux d'organisation privilégiant chacun des échelles particulières d'espace et de temps. Les mouvements de plantes, n'échappent pas à ce principe. L'étonnement de MacBeth, dans un égarement visionnaire, témoigne d'un nécessaire changement d'échelle de temps pour appréhender le lent mouvement d'une forêt. Une vie entière d'homme ou de femme ne suffit pas à percevoir la lente migration d'une telle forêt, tandis que certains événements factuels de dispersion relèvent au contraire de l'observation immédiate et de nos échelles de perception usuelles.

1.1. Confrontation des échelles associées aux mouvements des plantes

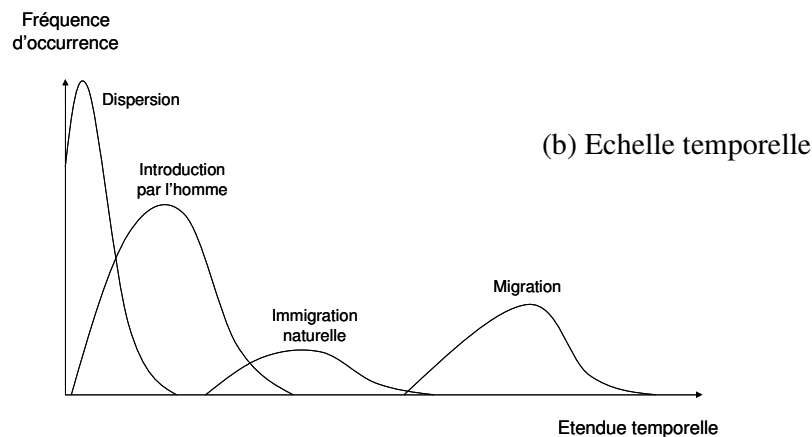
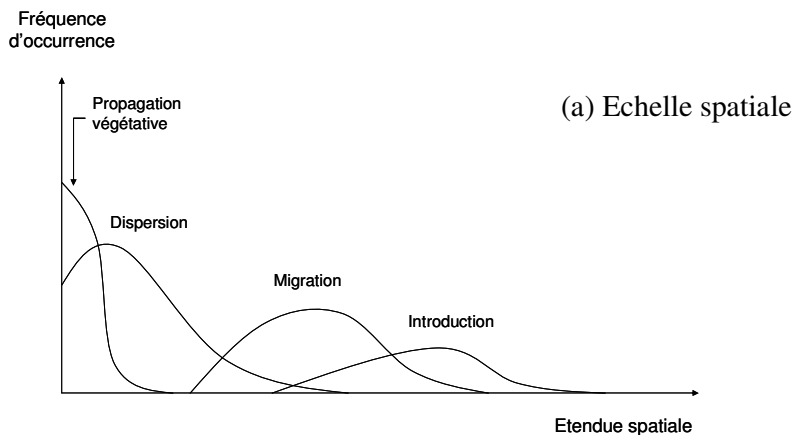
De fait, la dispersion constitue un processus biologique fondamental agissant à de multiples échelles de temps et d'espace (Nathan, 2001). On peut en esquisser une représentation synthétique, comme sur la figure 1 où j'ai tenté de replacer sur une axe spatial, puis sur un axe temporel, le positionnement et l'ampleur relatifs de chacun des processus relevant de la dispersion dans son acception large : dispersion proprement dite, introduction par l'homme et immigration « naturelle » (ces deux processus restant manifestement très proches l'un de l'autre s'agissant des distances franchies), et migration liée aux changements des conditions d'environnement. A ma connaissance, de tels schémas de synthèse relatifs à la toute récente *Movement Ecology* promue par Ran Nathan (Université de Jérusalem), n'ont pas encore été proposés dans la littérature. Je ne doute pas qu'ils voient prochainement le jour car ils en permettent une vision globale.

S'intéresser aux introductions de plantes dont le statut, pour certaines d'entre elles, apparaît incertain, invite rapidement à confronter et croiser les concepts, et suivre une inclinaison naturelle de l'esprit qui conduit à essayer de les rendre conciliables. Mes séjours successifs dans les îles m'ont confronté à la présence de plantes dont l'origine demeurerait incertaine, de même que les processus qui avaient conduits à cette présence. Ainsi en est-il du Tamarin des Hauts (*Acacia heterophylla*), une espèce « endémique » de La Réunion dont, en une quinzaine d'années, j'ai vu l'âge

diminuer considérablement, de plusieurs centaines de milliers d'années au minimum, à quelques milliers d'années seulement. Je peux également citer le Niaouli (*Melaleuca quinquenervia*) de Nouvelle-Calédonie, dont une introduction pré-européenne ne peut être radicalement exclue.

Le domaine des invasions de plantes exotiques est tout aussi riche d'enseignements dans la mesure où, par définition même, il intègre plusieurs échelles d'espaces. Par exemple, le faux-poivrier (*Schinus terebenthifolius*), introduit à La Réunion en 1843 depuis l'Amérique du Sud, distante de milliers de kilomètres, fut ensuite propagé dans des jardins éloignés les uns des autres de quelques dizaines de kilomètres, d'où ses fruits furent dispersés sur plusieurs centaines de mètres par les oiseaux frugivores, tandis que le drageonnage de l'espèce put ensuite prendre le relais pour assurer une propagation sur quelques mètres ou dizaines de mètres (Tassin *et al.*, 2006a, 2007a). Toutes les échelles d'espace se mêlent ici, pour une même espèce.

Figure 1 – Positionnement relatif des processus écologiques de mouvement des plantes : patrons généraux de relation entre la fréquence d'occurrence de chaque processus en fonction de l'étendue de chaque type d'échelle (spatiale, temporelle). La propagation végétative, qui échappe généralement au processus de dispersion, est indiquée en référence, pour la partie de la figure se référant à l'échelle spatiale.



1.2. Fronts de colonisation

A l'échelle des paysages, la dispersion de semences constitue l'un des moteurs de la propagation d'espèces le long de fronts de colonisation. Elle joue dès lors un rôle majeur pour assurer la restauration écologique d'espaces que l'on préserve parallèlement des perturbations d'origine anthropogène habituelles (feu, piétinement, divagation des animaux, maintien de populations animales destinées à la chasse). Au cours de mon intervention dans le cadre du Programme de Conservation de la Forêt Sèche en Nouvelle-Calédonie, j'ai plaidé en faveur de la valorisation du processus de dispersion, notamment en favorisant la plantation d'îlots de végétation fournissant de nouveaux « *patches* » de production de semences.

J'ai en outre, avec un collègue ornithologue (Nicolas Barré), obtenu le financement d'une étude conduite en 2005, visant à détailler les relations entre l'avifaune et la flore de la forêt sèche calédonienne, en mettant notamment en évidence le rôle possible des oiseaux frugivores, mais aussi ses limites, dans la dispersion des semences. La publication des résultats de cette étude reste à assurer.

Dans le cadre du même projet, il m'a paru intéressant et utile de caractériser les processus selon lesquels la forêt sèche était capable de prendre le pas sur la savane. Quiconque arpente attentivement ces forêts sèches finit en effet par s'apercevoir que certains grands arbres se présentent comme le témoignage d'une présence ancienne de la savane arborée. L'analyse diachronique de l'évolution de sites de savane arborée à *Melaleuca quinquenervia* en Nouvelle-Calédonie, basée sur l'examen de photographies aériennes à différentes dates, montre qu'en périodes d'absence ou de diminution de la fréquence des feux, la forêt sèche est effectivement susceptible de s'étendre au détriment de cette formation d'origine anthropique (Bocquet *et al.*, 2007). J'ai accueilli deux étudiants sur ce thème (Julien Mahe, puis Aurélie Bocquet).

Cette colonisation forestière s'avère rapide, et vient à l'encontre des avis selon lesquels un tel recru forestier reste improbable en milieu insulaire. Je pense qu'il faut plutôt voir ici un effet d'échelle, voire un effet géographique, faisant que dans des îles, dont l'espace est par définition restreint, cette faible aptitude d'extension des formations forestières primaires est davantage liée (i) au maintien des perturbations dans les espaces défrichés et (ii) à la rareté relative de ces formations végétales primaires, qu'à une réelle spécificité insulaire.

Parmi les 41 espèces observées en lisière de forêt sèche, 26 (63,4 %) sont ornithochores, 16 (39,0 %) sont barochores, 6 (14,6 %) sont anémochores, et 2 (4,9 %) sont autochores. Ces chiffres sont sensiblement différents de ce qui est observé au sein des 273 espèces de forêt sèche plus largement étudiées, dont les valeurs sont respectivement les suivantes : 47,5 %, 25,0 %, 18,7 % et 8,7 %. L'ornithochorie et la barochorie apparaissent davantage utilisées au sein du pool d'espèces présentes le long du front de colonisation que pour l'ensemble de la flore indigène de la forêt sèche (Fig. 2). En d'autres termes, ce front de colonisation apparaît « tiré » par un type de dispersion particulier et, en partie, à la faveur de l'activité des oiseaux frugivores.

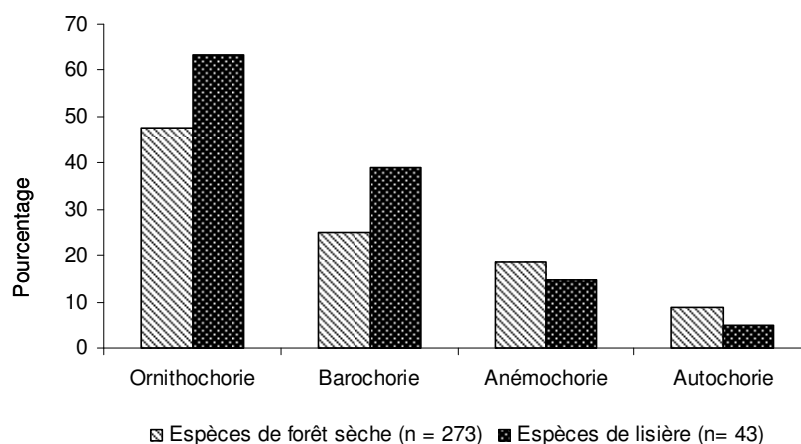
Encore faut-il ajouter que parmi les six espèces végétales observées dans au moins dans 50 % des placettes positionnées le long du front de colonisation, quatre bénéficient de la capacité de se propager par drageonnage. Ce procédé de dispersion, manifestement plus efficace que l'on est souvent enclin à le penser, mais d'étude difficile car relevant de prospection souterraines, reste mal connu. Je garde le projet, avec un collègue du Cirad (Ronald bellefontaine), de tirer parti de la base de données qu'il a constituée, pour évaluer à sa plus juste mesure la part que représente cette aptitude au drageonnage dans la capacité intrinsèque d'une espèce végétale à se révéler

invasive. Revenons-en aux « échelles de dispersion » évoquées plus haut dans cette même partie : le drageonnage, à l'évidence, transparait dès lors que le grain d'observation se révèle suffisamment fin, comme c'est le cas lorsqu'il s'agit d'investiguer les modes d'avancer d'un front de colonisation forestière dans une savane néo-calédonienne.

Enfin, un autre point entrant dans la composition floristique du front de colonisation tient dans la sélection opérée par les herbivores. Dans le cas de la Nouvelle-Calédonie, certaines espèces forestières colonisatrices des savanes bénéficient d'une sélection régressive liée à leur manque d'appétence à l'égard des populations de cervidés (*Cervus timorensis rusa*) introduites sur l'île. Tel est le cas notamment de *Croton insularis*, une euphorbiacée remarquablement abondante le long des fronts de colonisation en bordure de forêt sèche.

De telles espèces herbivores opèrent comme régulateurs de dispersion et nous ramènent à reconsidérer l'hypothèse d'échappement à la faveur de cet exemple. Hormis l'effet de piétinement qui, sans aucun doute, est plus élevé à l'aplomb des arbres où peuvent se reposer aux heures les plus chaudes, il paraît en effet peu raisonnable de considérer que la prédation exercée par les cervidés suive réellement un gradient spatial. Il n'y a assurément guère d'échappatoire possible à la dent de ces ruminants dont la population totale dépasse les 100 milliers d'individus sur la Grande Terre.

Figure 2 – Distribution en Nouvelle-Calédonie des modes de dispersion au sein des espèces de forêt sèche (273 espèces étudiées) et des espèces relevées en lisière dans le cadre de l'étude (43 espèces observées). Les espèces présentes sur le front de colonisation sont davantage ornithochores ou barochores que ne le sont l'ensemble des 273 espèces de forêt sèche étudiées (d'après Bocquet *et al.*, 2007).



1.3. Flux de semences et écologie du paysage

Ce premier exemple illustrant mes recherches suggère de considérer la dispersion dans le cadre d'une matrice paysagère, qui comme dans le cas précédemment évoqué, recouvre des compartiments (ex : forêt sèche, savane arborée), des vecteurs de dispersion (ex : oiseaux), mais aussi des régulateurs (ex : cervidés). J'avais, durant mon séjour à La Réunion, investigué l'effet de la structure des paysages sur la dispersion. Je ne reviendrai pas sur l'un des volets de ma thèse où j'avais étudié la dynamique de

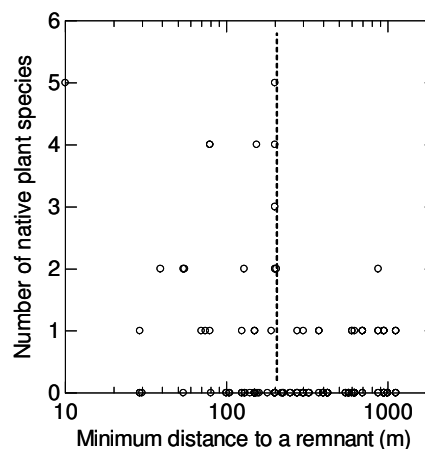
colonisation d'un acacia d'origine australienne dans des paysages ruraux dans les types d'occupation des sols différaient dans l'espace et dans le temps.

Je me suis notamment intéressé à cette relation entre la dispersion de semences et les paysages en mettant en place, en 2001, un dispositif de piégeage de fèces d'oiseaux en forêt naturelle, dans les Hauts de La Réunion, le long d'une toposéquence (interfluve, flanc de vallon, fond de vallon). Le dispositif recouvrait trois séries de 10 plateaux métalliques de 50 cm x 50 cm, perforés afin d'évacuer l'eau, munis d'un rebord afin de maintenir les fèces déposés. Le suivi a été réalisé durant une année complète, à raison d'un relevé toutes les deux semaines. Les résultats de cette étude n'ont pas été encore publiés. Ils mettent cependant en évidence une pluie de graines inattendue (160 graines/m²/mois en interfluve), qui varie effectivement avec le relief, en faveur des parties de relief les plus élevées.

Ces éléments confirment, si besoin en était, l'importance de la pluie de semences générée par l'activité des oiseaux, mais aussi la variabilité de cette pluie de semences en fonction des composantes du relief. Le passage d'une situation écologique donnée (par exemple un fond de vallée forestière) à un système écologique d'étendue plus large amène à entrevoir que la dispersion de semences obéit à plusieurs gradients. Le premier d'entre eux, à une échelle spatiale fine, correspond à la diminution progressive de la densité de semences au fur et à mesure que l'on s'éloigne de l'arbre-mère. Mais d'autres, à des échelles plus larges faisant intervenir la matrice paysagère, interviennent également.

A La Réunion toujours, les observations conduites dans des peuplements de *Acacia mearnsii* montrent la présence de plantules de plantes indigènes issues de formations primaires peu éloignées (Tassin *et al.*, accepté). Toutefois, leur développement est obéré par les conditions biophysiques en place (ombrage excessif, allélopathie). L'efficacité de la colonisation par la végétation indigène est ici beaucoup plus faible.

Figure 3 – Le nombre de plantes indigènes présentes dans les placettes de relevés au sein de taches d'invasion d'*Acacia mearnsii* à La Réunion décroît brutalement au-delà d'un seuil proche de 200 m.



La présence d'espèces indigènes dans de tels boisements apparaît de surcroît contrainte par la distance aux sources de semences (Fig.3). Un seuil d'éloignement se manifeste, situé vers 200 m, qui correspond probablement aux capacités de dispersion

moyenne des oiseaux frugivores allant d'une composante à l'autre de ce type de paysage. A nouveau, on peut s'interroger que cet effet d'échelle n'ait pas été davantage théorisé. Pourtant, c'est une même courbe en L que dessinent respectivement les variations :

- de la densité de semences en fonction de la distance à l'arbre-mère au sein d'un même écosystème,
- de la densité en plantules au sein d'un écosystème-puits en fonction de l'éloignement à un écosystème-source.

1.4. Dispersion sur de très longues distances et introduction d'espèces

De l'exemple du Faux-poivrier présenté en 1.1., il ne faudrait pas déduire que les introductions d'origine humaine, délibérée ou non, ont l'apanage des dispersions d'espèces sur de très longues distances. Les apports récents de la biologie moléculaire ont en effet récemment concouru à réévaluer considérablement le rôle de la dispersion dans la distribution actuelle des espèces. La diversité localement observée peut relever d'une spéciation beaucoup plus récente mais surtout, résulter d'apports récents d'espèces dont l'aire d'origine se révèle parfois très éloignée. Les caméléons, que l'on pensait rattachés aux anciennes plaques gondwaniennes, tels d'indéboulonnables fossiles, apparaissent au contraire capables d'accomplir de très longues migrations trans-océaniques (Raxworthy *et al.*, 2002 ; Rieppel, 2002). La vicariance ne se présente plus aujourd'hui comme le moteur principal de la radiation (Wilkinson, 2003).

Mais les radeaux flottants, responsables présumés de la dispersion des caméléons, constituent des moteurs de dispersion vraisemblablement très secondaires par rapport au rôle joué par les oiseaux. Ainsi les migrations printanières du sud vers le nord correspondent-elles à des transports récurrents de semences (Pakema, 2001). A La Réunion, la présence de *Acacia heterophylla*, phylogénétiquement très proche de *Acacia melanoxylon* (Sud de l'Australie) mais aussi de *Acacia koa* (Hawaï), manifeste une discontinuité géographique frappante qui disparaît si on rattache cette fois à la géographie des mouvements migratoires des pétrels (Kull *et al.*, 2007b). La dispersion de plantes sur de très longues distances par les oiseaux de mer, pressentie par Darwin (1859), a été depuis confirmée (Proctor, 1968 ; Mulder & Keall, 2001). La migration des plantes peut donc parfois résulter de celle des oiseaux.

La dispersion des plantes sur de très longues distances a connu un intérêt grandissant au cours des années 1990 (Higgins & Richardson, 1999 ; Shilton *et al.*, 1999 ; Cain *et al.*, 2000). Ce thème faisait en effet simultanément écho aux réponses des espèces aux changements climatiques, aux invasions d'espèces, mais également à la fragmentation des habitats (Ronce, 2001). Concomitamment, il mettait toujours davantage en évidence les difficultés que l'on peut rencontrer en étudiant des processus par essence rares et opérant selon de très vastes échelles, dès lors hors de portée des programmes d'études conventionnels relevant d'échelles souvent beaucoup plus modestes.

Les introductions d'espèces, qui constituent en quelque sorte un substitut à l'étude de tels phénomènes pour la plupart indétectables présentent dès lors un intérêt scientifique supplémentaire. Il serait intéressant d'analyser dans quelle mesure les flux de semences opérés par l'homme diffèrent spatialement des flux liés aux immigrations naturelles. Je m'étais intéressé à cette question lorsque j'étais en poste à La Réunion, en

appréhendant tour à tour l'origine géographiques des plantes introduites (Tassin & Rivière, 2003) et celle des plantes indigènes. Sincèrement, je pense que je ne disposais pas des outils me permettant d'assurer cette comparaison que, de fait, je n'ai pas su la conduire à son terme. Pour autant, je reste convaincu qu'une telle étude est riche d'enseignements dans la mesure où elle permet, sur des bases quantitatives, de comparer le jeu des immigrations naturelles et celui des introductions liées à l'homme en se référant non plus seulement à la fréquence des événements mais également aux cheminements spatiaux.

J'ai, au cours de mon parcours de recherche, proposé deux projets de recherche ayant en partie trait à l'immigration naturelle sur de très longues distances. Le premier visait à préciser une fois pour toutes les affinités génétiques entre *Acacia heterophylla* (Réunion), *Acacia koa* (Hawaii) et *Acacia melanoxylon* (Australie), dont les éloignements géographiques respectifs semblent, de manière surprenante, à la mesure des ressemblances morphologiques observées mais peut-être aussi, comme je l'ai écrit plus haut, des migrations prodigieuses de certains oiseaux de mer. S'il apparaissait peu concevable aux botanistes des années 1960 qui ont révisé ce genre, de considérer que des arbres aussi éloignés pouvaient relever de la même espèce, je ne doute pas que les apports récents de la génétique dans la reconstitution des cheminements trans-océaniques de certaines espèces, caméléons compris, invite aujourd'hui à ne pas s'embarrasser de telles réticences. Malheureusement, je n'ai jamais trouvé de guichet pour financer un tel projet.

Le second projet porte sur l'étude génétique des populations de niaoulis (*Melaleuca quinquenervia*) dans différentes îles du Pacifique Sud. Ce projet que j'ai monté, financé par le Ministère de l'Outre-Mer, est en cours mais a été repris par mon successeur à Nouméa. Je ne serais pas surpris qu'à son tour, il révèle des parentés beaucoup plus fortes que ce que l'on soupçonnait entre des populations très éloignées les unes des autres.

1.5. Echelles de temps

La variation dans le temps des mécanismes de dispersion reste peu fréquemment étudiée, comparativement à la prise en compte des dimensions spatiales (Nathan & Muller-Landau, 2000).

Les quelques études traitant de la variation temporelle de la dispersion mettent en évidence de possibles variations interannuelles. Par exemple, les semences de *Trillium grandiflorum* dispersées par les fourmis franchissent des distances plus grandes certaines années (Kalisz *et al.*, 1999). La présence d'une banque de semences peut en retour tamponner l'effet des variations annuelles de la dispersion de semences, comme cela a pu être observé par exemple avec *Betula alleghaniensis* (Houle, 1998).

Mais les études qui se réfèrent à la prise en compte du temps dans la dispersion de semences relèvent le plus souvent de la phénologie de la reproduction en relation avec des variations saisonnières. Elles portent notamment sur la variation interannuelle de production de graines, ou du synchronisme (*resp.* asynchronisme) de la fructification au sein de certains peuplements.

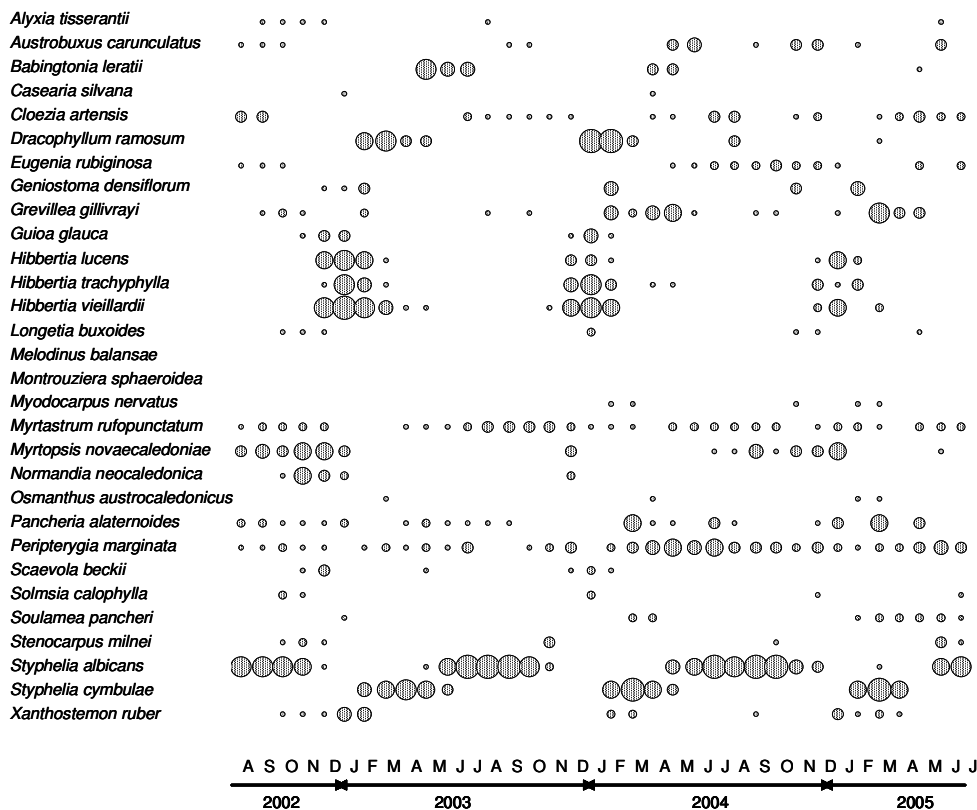
J'avais traité une première fois abordé cet aspect dans le cadre de ma thèse, en suivant la production de graines d'*Acacia mearnsii* dans différents sites de La Réunion.

En Nouvelle-Calédonie, dans la mesure où j'étais impliqué dans des actions de restauration écologique, il m'a semblé que l'acquisition de références sur les variations inter-annuelles de production de semences s'avérait utile.

Dans le maquis de Nouvelle-Calédonie, un tel synchronisme peut être observé (Derroire *et al.*, sous presse). Pour caractériser le patron de fructification de chaque espèce, nous avons utilisés deux indices : la durée de fructification par an D_{fr} , exprimée en mois, et le synchronisme de fructification D_{fr} .

$$D_{fr} = \frac{\sum ni \, fr}{3 \times E} \text{ et } S_{fr} = \frac{\sum ni \, fr}{E \times ne \, fr},$$

Figure 4 – Patrons de fructification au sein du maquis au sud de la Nouvelle-Calédonie. La taille des points est proportionnelle au nombre d'individus.



Les patrons de production de semences en fonction du temps ont pu être caractérisés (Figure 4), et les niveaux de synchronismes de la fructification ont été quantifiés (Derroire *et al.*, sous presse). De tels éléments conduisent à discuter des stratégies opérées par les espèces, les espèces à fructification synchrone permettant par exemple de saturer les populations de parasites et ravageurs.

Je termine ici en précisant que j'ai toujours pensé davantage opportun d'analyser l'évolution temporelle des banques de semences au sol, en suivant leur capacité germinative mais en dépit d'un financement obtenu auprès du Ministère des DOM-TOMs, je n'ai malheureusement pas pu disposer des équipements nécessaires.

2

L'introduction d'espèces envisagée comme une forme particulière de dispersion

En dehors des fréquences d'événements correspondantes et des questions liées aux relations homme-nature, l'introduction d'espèces allochtones par l'homme ne constitue pas *a priori* une singularité biologique mais s'insère bien directement dans l'ensemble des mécanismes biologiques régissant la *dispersion* des espèces. C'est pour cette même raison que, dans le chapitre précédent, je n'ai pas hésité à évoquer le rôle de l'homme dans les processus d'introduction, en les rapprochant des processus d'immigration « naturelle ». En réalisant une introduction, l'homme pourvoit aux différentes phases de la dispersion décrites par Van der Pijl (1982) : (i) préparation des unités dispersées (y compris la déhiscence et le détachement de la plante mère) à une période idoine de maturation, (ii) transport, puis (iii) installation préalable à la germination.

Une première réserve manifeste que l'on peut néanmoins accorder sur ce point relève des plantes dispersées de manière enracinée à un substrat (plantes en pot), processus que l'on n'observe pas *in natura*. Toutefois, ce type de transport reste peu fréquent, et l'est heureusement de moins en moins. La majorité des introductions demeurant liée dans l'histoire des hommes à l'introduction de semences ou de boutures. Les analyses historiques de l'introduction d'espèces dans différents pays montrent également que contrairement aux processus naturels n'impliquant pas l'homme, de telles introductions doivent assurément moins au hasard, et se manifestent selon des fréquences jamais égalées par les autres agents de dispersion.

Je rejoins ici une approche générale consistant à considérer les invasions d'espèces comme un domaine particulier de l'écologie, qu'il convient néanmoins de faire apparaître selon ses propres singularités pour mieux en tirer parti, n'est pas nouvelle et a été pressentie. Cette approche a bénéficié de travaux de formalisation encore très récents (Sax *et al.*, 2007), mais doit également beaucoup à des études plus anciennes (Vitousek *et al.*, 1987), l'intuition initiale de l'intérêt que représente une telle approche appartenant semble-t-il à Darwin (1859, chapitre XI). Au bout du compte, dans quelle mesure le transport de graines assuré par la boue collée aux pattes des oiseaux marins (Darwin, 1859) diffère-t-il du celui qu'autorise la terre agglutinée aux essieux des véhicules (von der Lippe & Kowarik, 2007) ?

L'introduction d'espèces, communément envisagée sous une valence négative du point de vue des « conservationnistes » (Eser, 1998), doit-elle s'opposer à l'arrivée naturelle d'un caméléon débarquant sur une île depuis un radeau flottant ?

Dans le champ précis de la dispersion d'espèces, l'homme intervient de deux façons possibles : en introduisant des espèces appelées à être dispersées (voir 2.1 et 2.2), de manière indirecte, ou bien en introduisant des disperseurs (voir 2.3).

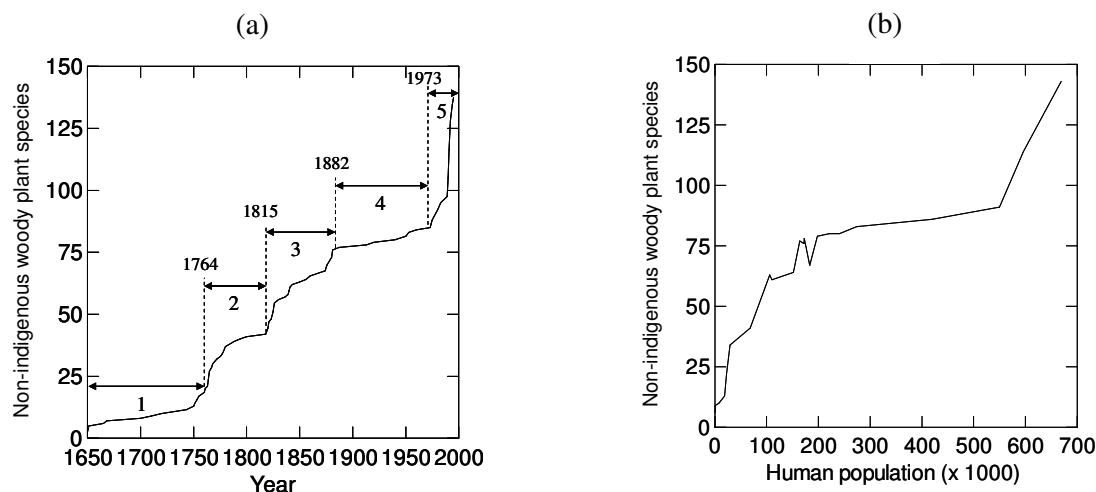
2.1. Analyses historiques des introductions

Une première démarche consiste à tenter de quantifier le rythme des introductions d'espèces par l'homme. C'est en quelque sorte une approche préliminaire de la pression d'introduction, à l'échelle du territoire étudié, et de l'histoire de son occupation humaine. De manière assez surprenante pour autant, les études retraçant l'évolution de ce rythme d'introduction au cours du temps restent assez peu courantes. Elles nécessitent, il est vrai, la patience et la résolution d'un rat de bibliothèque pour retrouver les dates d'introduction, éparpillées dans les archives de jardins botaniques, les anciennes revues agricoles, les registres de l'industrie. Connaissant bien La Réunion, j'ai bien volontiers consenti à assurer ce type de travail.

L'analyse de l'histoire de l'introduction des plantes ligneuses à La Réunion montre d'une part que ce type de dispersion est ciblé sur des espèces relevant d'intérêts économiques particuliers, et d'autre part qu'elle n'est pas régulière dans le temps mais évolue avec le rythme des échanges. Un tel rythme apparaît dès lors indissociable de la démographie humaine, mais également d'événements historiques et, bien entendu, des modalités de transport de l'époque considérée.

A La Réunion, l'analyse de la variation du nombre d'espèces ligneuses introduites avec le temps met en évidence des périodes particulières (Tassin *et al.*, 2006a) (Fig.5). Certains événements apparaissent comme autant de coups d'accélérateur : installation du peuplement humain dès 1664, rattachement de l'île à la France en 1764, essor soudain de l'économie avec le développement de la canne dès 1815, recherche d'alternatives agricoles à partir de 1882, suite à l'effondrement de la canne, puis, à partir de 1973, intervention des organismes de recherche-développement chargés de promouvoir de nouvelles alternatives de production agricole.

Figure 5 – Variation du nombre d'espèces ligneuses introduites à La Réunion (a) avec le temps, et (b) avec le nombre d'habitants (d'après Tassin *et al.*, 2006a).



On en revient à des questions d'échelles : de même qu'un paysage n'est pas uniformément perméable à la dispersion, l'histoire présente certaines périodes pendant lesquelles le flux d'introduction se révèle plus vigoureux qu'à d'autres moments. Une analyse historique du rythme d'immigrations naturelles sur cette même île ferait certainement apparaître des périodes d'accélération brutales suivies de relâchements. La vision qui consiste à établir un rythme moyen d'immigration naturelle dans une île donnée est certainement trompeuse.

Enfin, disposer de telles références historiques sur les introductions, c'est aussi garder en mémoire que de nouveaux trains d'introduction peuvent à nouveau s'ébranler, notamment avec l'essor des agro-carburants, mais également des OGMs, qui peuvent conduire, au-delà des risques inhérents qu'ils recouvrent, à l'introduction ou à la réintroduction d'espèces jusque là ignorées ou mésestimées. L'évolution des flux d'introduction liés aux activités humaines demeure dès cet instant imprédictible.

Ce type d'analyse reste global dans la mesure où il porte sur l'ensemble de l'île de La Réunion. Sur une île ainsi grande de 2500 km², il apparaît hasardeux d'affiner la localisation des introductions. Dans des sites plus étendus, cela devient en revanche inévitable. A ce titre, j'ai récemment rejeté, en tant que « relecteur », le manuscrit d'un article dans lequel les auteurs analysaient les introductions de plantes en Chine tout en mélangeant les données observées à des échelles très locales et les données relevant d'échelles beaucoup plus vastes, jusqu'à l'échelle nationale. L'amalgame d'échelles est irrecevable s'agissant de l'étude de la dispersion.

Les introductions sont généralement ciblées vers des espaces particuliers. Ainsi en est-il par exemple des introductions d'espèces forestières réalisées en masse dans les *arboreta* de Madagascar au cours des années 1950 (Kull *et al.*, 2007 ; Tassin *et al.*, sous presse). Cette pression d'introduction concernant plusieurs centaines d'espèces ne porte, au final, sur quelques dizaines d'hectares seulement. De manière similaire, les introductions d'espèces végétales relèvent pour une grande part du secteur de l'activité horticole (culture de plantes ornementales) (Tassin *et al.*, 2007b).

L'approche historique que j'ai développée à La Réunion peut paraître accessoire, peut-être même dérisoire. La mise en parallèle de l'accroissement démographique avec l'accroissement des introductions à l'île de La Réunion ne nous apprend sans doute rien que nous ne pressentions déjà. Pourtant, le programme d'expérimentations forestières et agroforestières que j'encadrais, m'amenant à évaluer le devenir de plantations dispersées aux quatre coins de l'île, m'avait appris qu'à quelques exceptions près, les espèces végétales les plus invasives et présentant la plus grande distribution spatiale avaient été historiquement plantées sur plusieurs sites. *Acacia mearnsii*, auquel j'ai consacré ma thèse, a lui aussi été introduit à plusieurs reprises. La littérature récente consacrée à la « pression d'introduction » (voir 2.3.) confirme que la dimension historique des introductions est bien loin d'être futile.

A ce titre, la fin de mon séjour en Nouvelle-Calédonie approchant, je me suis consacré à la préparation d'un ouvrage, dont j'ai soumis le financement de l'édition au Fonds Français pour le Pacifique. Il traite de l'histoire des introductions d'arbres et d'arbustes dans le Pacifique. Les pistes sinueuses des introductions sont aujourd'hui relativement brouillées, tant elles finissent par se recouvrir et se recouper au fil du temps. Elles apparaissaient probablement beaucoup plus clairement avant la fin de la moitié du XX^{ème} siècle, période à partir de laquelle le rythme des introductions dans cette région du monde s'est emballé. L'exercice consistant à dégager certaines lignes de forces de telles introductions, telle notamment la fameuse « route des galions » des

Espagnols, reste non seulement passionnant, mais réellement instructif. L'histoire de la progression du Bancoulier (*Aleurites moluccana*) vers la partie orientale du Pacifique, à la faveur des migrations pré-européennes, reste par exemple à entreprendre en recourant à une approche moléculaire.

Il est tentant d'établir des parallèles entre les procédés de dispersion que ces introductions sous-tendent, et les mécanismes naturels de dispersion.

Tout d'abord, les introductions liées à l'homme bénéficient elles-aussi de mutualismes, de communautés du vivant, et de cheminement privilégiés liées à l'hétérogénéité d'une matrice géographiques tissée d'alliances ou de conflits. Les introductions de plantes dans le Pacifique ont bénéficié de réseaux d'alliances économiques et administratives. La France facilitait les échanges entre ses Territoires d'Outre-mer : la Nouvelle-Calédonie, Wallis et Futuna, la Polynésie française, sans oublier l'îlot Clipperton, habité entre 1897 et 1917. Les Etats-Unis, quand à eux, établissaient un axe d'échanges qui s'étendait des Philippines à Hawaï, en passant par la Micronésie. De même, une connexion préférentielle s'affermissait entre Hawaï et les Samoa américaines. Enfin, la Nouvelle-Zélande tirait parti du voisinage du continent australien. A l'époque où les voyages duraient plusieurs mois, les plants devant voyager à travers océans étaient conditionnés dans de petits paniers, où ils étaient emballés de mousse avant d'être enveloppés d'une natte de joncs tressés. Quelle différence fondamentale, faut-il le répéter encore, avec les radeaux flottants transportant des caméléons d'un continent à un autre ?

Rares sont les introductions directes, conduites d'un seul jet, de même que la dispersion naturelle d'une espèce n'est jamais uniforme, et rebondit d'un mécanisme à un autre. Telle semence peut être transportée par un oiseau mais à la génération suivante, le ruissellement s'en chargera. C'est de la même manière au fil de circonvolutions de l'histoire (dont on sait bien qu'elle ne se répète jamais) que les premiers plants de caféiers arrivèrent dans le Pacifique, après une longue histoire extraordinairement riche d'événements. C'est tout d'abord un pèlerin qui ramène en Europe un plant de caféier, brisant ainsi le monopole du Yémen, berceau de la plante déjà tant convoitée en Occident depuis la première moitié du XVII^{ème} siècle. Le caféier est alors acclimaté quelques années plus tard à Java par la Compagnie hollandaise des Indes orientales. Puis le gouverneur de Java en offre un pied au jardin botanique d'Amsterdam, en 1706. De là, un plant est offert en 1714 à Louis XIV par le Bourgmestre d'Amsterdam. Il est alors multiplié à Paris dans le Jardin du Roi, devenu plus tardivement le Jardin des Plantes. De là, le café part aux Caraïbes et se répand en Amérique Latine, dernière étape avant de rejoindre enfin le Pacifique, avec une première introduction aux Iles Hawaï en 1813, d'où il essaimera dans la plupart des îles colonisées par les Européens.

Une longue histoire d'introductions dont on peut aujourd'hui retracer les rebondissements. Tel n'est pas le cas pour les cheminements certainement plus complexes encore qu'emprunte le jeu des dispersions opérées de manière naturelle.

2.2. Pression d'introduction : le cas des essences forestières exotiques potentiellement invasives introduites à Madagascar

La *pression d'introduction* apparaît aujourd'hui comme le meilleur facteur de prédiction des invasions animales (Jeschke & Strayer, 2006). Elle traduit l'intensité avec laquelle l'introduction d'une espèce a été entreprise, et peut donc s'exprimer sous

différentes formes. Dans le domaine des essences forestières, elle peut être caractérisée par le nombre de plantations réalisées ou la surface totale de ces plantations (Krivánek & Pyšek, 2006). Les études dans ce sens restent à effectuer, sous réserve de documenter les introductions d'essences forestières réalisées par le passé dans différents pays.

Comme je l'ai précisé, je fais volontiers mienne l'hypothèse selon laquelle la pression d'introduction est un facteur déterminant du succès des invasions. Le cas de Madagascar apparaît à ce titre tout à fait intéressant dans la mesure où les introductions réalisées dans les arboretums malgaches ont fait l'objet de plusieurs synthèses très détaillées. Certaines espèces ont été introduites dans de nombreux arboretums, d'autres ne l'ont été que de manière parfois très localisée.

Dans la mesure où il apparaissait au contraire tout à fait impossible de déterminer les surfaces de plantation pour chacune des essences forestières introduites dans cette île, il devenait indispensable de recourir à un indicateur mesurant *a priori* de manière satisfaisante l'étendue des plantations réalisées. Le nombre d'arboretums abritant chaque essence forestière pouvait alors être envisagé comme un indicateur de cette pression d'introduction (Tassin *et al.*, sous presse).

Pour inventorier les introductions d'essences forestières réalisées à Madagascar, j'ai principalement exploité des documents de synthèse dressant le bilan des premières plantations expérimentales réalisées au sein d'arboretums (Gachet, 1966 ; Chauvet 1968 ; Sutter & Rakotonjoely, 1989). J'ai ainsi établi une liste de 406 espèces correctement nommées, introduites dans leur très grande majorité avant même la fin des années 1950.

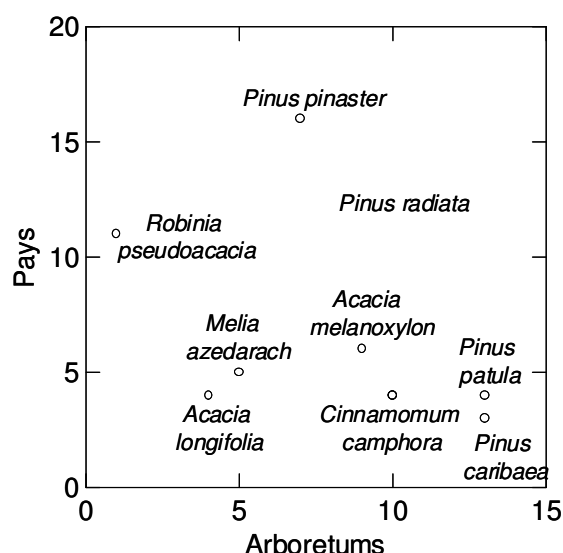
Dans le cadre de cette approche préliminaire des risques d'invasion, j'ai alors recouru à une méthode très simple de hiérarchisation des espèces, en faisant valoir les éléments dont nous disposons. Parmi ces 406 espèces introduites, j'ai identifié celles qui étaient réputées invasives dans d'autres pays, en me référant principalement à deux bases de données : *The Global Compendium of Weeds*, et *Invasive Woody Plants – World Species List*. Parallèlement, j'ai dénombré les arboretums dans lesquels chacune de ces espèces introduites avait été plantée, en me référant à l'ouvrage de Chauvet (1968).

Parmi les 406 espèces introduites figurent 62 Mimosacées (dont 40 acacias), 26 Papilionacées et 22 Césalpiniacées, soit un ensemble de 110 Légumineuses (27,1 %). La part des Myrtacées et des Pinacées est également très importante, avec 115 Myrtacées, dont 110 eucalyptus, et 40 Pinacées recouvrant 36 pins. Eucalyptus et pins représentent 36,0 % des espèces introduites.

La consultation des bases de données sur les espèces invasives montre qu'en d'autres pays, 52 (12,8 %) de ces espèces sont considérées comme nuisibles pour l'environnement et 107 autres espèces (26,4 %) sont notées naturalisées. Au total, au sein du panel d'espèces investigué, 159 (39,2 %) présentent un risque potentiel pour Madagascar dans la mesure où elles sont au moins susceptibles de s'y naturaliser.

Le nombre d'arboretums représentés par chaque espèce constitue un indicateur supposé satisfaisant de la pression d'introduction qui s'y rattache. Les espèces ont été triées de manière décroissante par nombre de pays envahis, puis par nombre d'arboretums où elles ont été plantées. Ce tri, certes imparfait car basé sur deux critères, aussi prépondérants soient-ils, permet d'identifier un groupe d'espèces rassemblant des essences à haut risque d'invasion (Figure 6).

Figure 6 – Espèces forestières à haut risque d'invasion à Madagascar, positionnées selon le nombre d'arboretums plantés à Madagascar et le nombre de pays pour lesquels chacune de ces espèces s'est révélée invasive.



2.3. Les cascades d'invasion ou l'introduction de disperseurs

Les cascades d'invasion consistent en une spirale infernale selon laquelle une espèce anciennement introduite peut prédéterminer le succès d'une autre espèce d'introduction plus récente. L'exemple type est fourni par les oiseaux exotiques frugivores, capables de disperser des plantes invasives à fruits charnus (Simberloff & von Holle, 1999). Je me suis intéressé à une telle cascade d'invasion à La Réunion, en m'attachant à évaluer le rôle potentiel de dispersion de plantes invasives assuré par deux espèces d'oiseaux exotiques devenus invasifs : le Leiothrix jaune *Leiothrix lutea* (Tassin & Rivière, 2001) et le Bulbul orphée *Pycnonotus jocosus* (Mandon et al., 2004). Dans les deux cas, les oiseaux introduits interviennent comme des facilitateurs potentiels d'invasions ultérieures.

Le point de départ a été la surprenante fréquence d'un arbrisseau exotique à fruits charnus, *Clidemia hirta*, à l'aplomb des lignes électriques zébrant la partie orientale de l'île de La Réunion. Je n'ai jamais étudié ce point particulier mais j'ai néanmoins choisi de m'intéresser de beaucoup plus près au rôle possible des oiseaux dans la dispersion des semences de plantes invasives. Dans sa fameuse thèse de référence sur la végétation de La Réunion, Thérésien Cadet y avait quelquefois fait référence, et cette hypothèse était de loin en loin répétée par les naturalistes réunionnais, mais qu'en était-il précisément ?

Les études correspondantes ont été conduites sur des oiseaux élevés en cages séparées. Le soir de chaque mise à disposition des fruits, les matières fécales étaient prélevées et lavées de manière à recueillir les graines. Celles-ci ont été disposées par lots de 25 dans des boîtes de Pétri contenant du sable fin stérilisé maintenu humidifié.

Les boîtes ont été placées dans une chambre d'incubation maintenue à 24 °C et éclairée 12 h par jour.

Plusieurs traitements recouvrant chacun au moins 4 répétitions étaient assurés : fruits entiers, fruits dépulpés, et fruits ingérés. En les ingérant, *Leiothrix lutea* accélère et augmente la germination des graines de longose (*Hedychium gardnerianum*). Au bout de 20 jours après le semis, le taux de germination est accru de manière très significative par l'ingestion des graines. Par contre, cet oiseau ne facilite pas la germination des graines du goyavier-fraise (*Psidium cattleianum*) (Tassin & Rivière, 2001).

L'objet de ce type d'études était d'alerter les décideurs et les gestionnaires du risque représenté par cet oiseau. La publication de ces résultats, assurée par *Alauda*, revue de langue Française, et dont j'ai largement diffusé des copies, n'a hélas été suivie d'aucun effet, ni d'aucune décision : le *Leiothrix* jaune pouvait poursuivre sans crainte sa conquête des forêts réunionnaises. C'était pourtant bien à l'attention de ce type de public que j'avais rédigé l'article. Peut-être les résultats n'étaient-ils pas suffisamment convaincants ? Je ne peux écarter non plus la possibilité que, face à une population d'oiseaux encore peu représentée, l'attentisme a prévalu. Aussi m'a-t-il paru intéressant de renouveler l'essai, cette fois en recourant à un oiseau exotique dont les nuisances agricoles, pour le moins, étaient bel et bien reconnues par les décideurs.

L'étude que j'ai alors réalisée sur *Pycnonotus jocosus* s'est rattachée à un travail de thèse effectué par Isabelle Mandon-Dalger (Mandon-Dalger, 2002 ; Mandon *et al.*, 2004). Nous avons analysé les relations entre quatre plantes invasives à fruits charnus (*Clidemia hirta*, *Rubus alceifolius*, *Lantana camara*, *Schinus terebinthifolius*) et *P. jocosus*. Nous avons alors comparé la distribution d'aliments présents dans le tractus digestif en fonction des saisons et des classes d'abondance de l'oiseau. Il en est ressorti que *P. jocosus* était fondamentalement frugivore et consommait fréquemment les quatre plantes en question, qui entraient dans 80 % des aliments retrouvés dans l'appareil digestif. Il est notamment apparu que les sites envahis par *Clidemia hirta*, plante produisant des fruits tout au long de l'année, accueillait des populations d'oiseaux plus nombreuses que les sites envahis par *Schinus terebinthifolius*, plante ne fructifiant que de manière saisonnière. A l'inverse, les oiseaux se sont révélés des facilitateurs de la germination pour les quatre plantés étudiées (Mandon *et al.*, 2004) (Tableau 1).

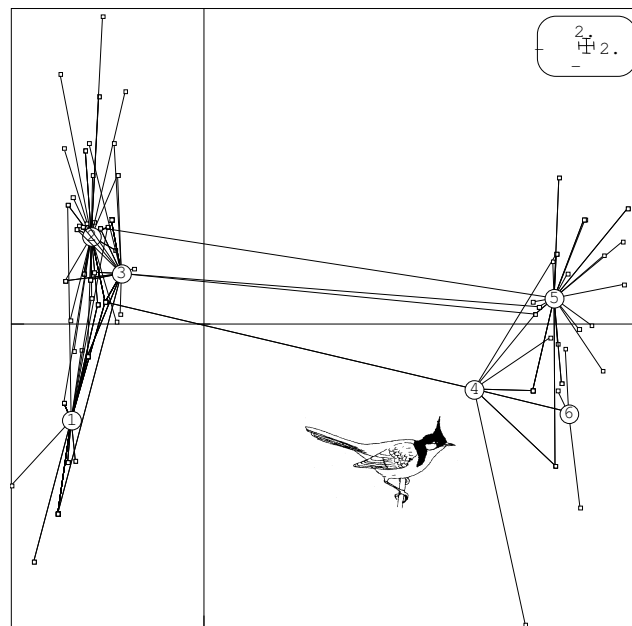
Tableau 1 - Effet de l'ablation de la pulpe (B) et de l'ingestion par *Pycnonotus jocosus* (C) sur la germination des semences de quatre plantes invasives à La Réunion (d'après Mandon *et al.*, 2004).

	Fruit A	Pulp-removed B	Defecated C	test 1 (A to C)	test 2 (B to C)
Final percent Germination FG					
<i>Clidemia hirta</i>	-	0.88±0.06	0.89±0.10		0.64ns
<i>Rubus alceifolius</i>	0.24±0.09	0.53±0.05	0.51±0.17	0.02*	0.98ns
<i>Lantana camara</i>	0.01±0.02	0.48±0.28	0.63±0.09	<0.01**	0.47ns
<i>Schinus terebinthifolius</i>	0.22±0.11	0.68±0.05	0.97±0.06	<0.001***	<0.001***
Coefficient of velocity CV					
<i>Clidemia hirta</i>	-	1.02±0.06	1.08±0.03		0.09ns
<i>Rubus alceifolius</i>	1.19±0.25	1.38±0.15	1.40±0.17	0.34ns	0.99ns
<i>Lantana camara</i>	0.20±0.40	1.12±0.16	1.20±0.09	<0.01**	<0.01**
<i>Schinus terebinthifolius</i>	8.71±1.29	25.60±9.76	13.36±3.77	0.55ns	0.05*

Les relevés réalisés par Isabelle Mandon-Dalger, avec qui nos résultats respectifs ont été conjointement publiés (Mandon *et al.*, 2004), montrent qu'en retour, l'espèce *Clidemia hirta*, abondamment dispersée, devient une ressource principale permettant à l'oiseau d'atteindre des densités très supérieures à ce que l'on observe ailleurs. L'analyse discriminante montre que la plante en question, productrice de petits fruits charnus présents sur une grande période de l'année, détermine le niveau d'abondance de l'oiseau. Le premier facteur de l'analyse discriminante, qui rejette bout à bout les classes 1, 2 et 3 d'une part, les classes 4, 5 et 6 d'autre part, est principalement expliqué par *Clidemia hirta*. On se situe bien là dans un processus d'invasion en cascade liée au fait qu'une ressource particulièrement consommée est, par voie de conséquence, particulièrement dispersée.

Je n'ai pas eu l'occasion d'analyser dans d'autres situations ce type d'invasion en cascade à La Réunion. J'aurais aimé examiner, durant mon séjour en Nouvelle-Calédonie, si de tels patrons pouvaient également être relevés pour l'espèce *Pycnonotus cafer*, mais je n'en ai malheureusement pas eu la possibilité.

Figure 7 – Représentation sur le plan 1-2 de l'analyse discriminante des abondances de *Pycnonotus jocosus*. Les nombres représentent les centres de gravité des classes d'abondance de l'oiseau, depuis la classe 1, avec très peu d'oiseaux, jusqu'à la classe 6, qui contient le plus d'individus (d'après Mandon *et al.*, 2004).



Très récemment (avril 2008), l'UICN mentionnait, dans une synthèse dévolue aux invasions biologiques dans les DOM-TOMs, les nuisances écologiques des oiseaux introduits et, en particulier, leur rôle dans la dispersion de plantes invasives. Le Bulbul orphée y était donné en exemple. Pas de trace, en revanche, du Leiothrix jaune. J'en

déduis que les études sur l'impact écologique de cette espèce restent à poursuivre avant qu'il ne soit plus possible d'en enrayer la progression, ce qui est hélas probablement déjà le cas.

2.4. Conclusion

Introduction ou anthropochorie ? Les deux termes existent dans la littérature, mais de manière disjointe, l'anthropochorie prenant plutôt le relais là où l'introduction a déjà été réalisée, et se rapporte davantage aux espèces indigènes. Cette distinction apparaît d'ordre académique, l'anthropochorie ne faisant pas de distinction explicite entre les espèces exotiques et indigènes dispersées. Mais elle relève également d'une posture philosophique quant à la place considérée de l'homme dans ou hors de la nature.

Considérons comme d'autres que ce « *grand partage n'est plus de saison* » (Larrère & Larrère, 1997), et l'introduction est bien à considérer comme un mode de dispersion... *naturel*. La différence avec les autres modes de dispersion en jeu dans le monde relève davantage de la fréquence et, de fait, de la possibilité d'emballements liés à la *dispersion de disperseurs*, que de sa nature même.

Les deux types de moteurs de dispersion (l'homme d'une part, les autres disperseurs d'autre part) sont en action, de manière comparable. Au point que l'analyse de l'introduction peut, comme j'ai tenté de le montrer en prenant l'exemple des introductions réalisées dans le Pacifique, se révéler éclairante quant aux mécanismes propres aux autres types de dispersion.

Aussi, en raison principalement de mon appartenance à une structure qui dérive du Centre Technique Forestier Tropical à laquelle j'appartenais, je continue de m'intéresser à l'introduction d'essences forestières, à la faveur principalement d'une collaboration avec Christian Kull, de l'Ecole de géographie et des sciences de l'environnement, à l'Université de Melbourne. Dans le cadre d'un projet financé par l'ACIAR, C. Kull encadre plusieurs étudiants intervenant en Inde, en Afrique du Sud et à Madagascar, sur le devenir d'acacias australiens introduits, le plus souvent, à la fin du XIX^{ème} siècle, au ou début du XX^{ème} siècle. Je ne suis pas intervenu dans le co-encadrement des études réalisées par ces étudiants, mais j'ai été invité à participer à la relecture de leur rapport. Nous avons ensemble rédigé plusieurs publications sur ce thème (Kull et al., 2007 ; Kull et al., sous presse, Tassin et al., sous presse, Tassin et al., accepté).

Je reviendrai sur ce point dans la partie dévolue à mes perspectives de recherche, car on aura compris que je souhaite poursuivre cette mise en vis-à-vis de l'introduction et de l'immigration.

3

Traits de vie et dispersion

La dispersion des plantes fait en général appel à des agents de dispersion ciblés¹, de nature biologique ou physique, et que révèle généralement la simple observation des traits de dispersion (Van der Pijl 1972; Cornelissen *et al.* 2003). Assez récemment, divers auteurs ont tenté de préciser plus encore cette variabilité des mécanismes de dispersion en étudiant, pour chacun d'eux, la possible relation entre les traits de vie d'une semence et sa dispersion.

Au cours de mes travaux de recherche, j'ai été amené progressivement à adopter une démarche semblable en m'intéressant tout particulièrement à l'ornithochorie, mais également à des espèces dont les semences présentaient des traits liés à des modes de dispersion singuliers, comme par exemple *Weinmannia tinctoria* à La Réunion (Derroire *et al.*, 2007). Mon intérêt à l'égard de l'ornithochorie est justifié par la prévalence de ce processus de dispersion au sein de forêts tropicales, environ 75 à 90 % des espèces ligneuses, selon les sites géographiques, y produisant des fruits consommés par les oiseaux (Howe, 1990 ; Wenny & Levey, 1998).

3.1. Ornithochorie et facilitation de la germination

L'ingestion d'une semence par un oiseau frugivore conduit rarement à améliorer sa germination. Les contre-exemples, comme nous en avons rencontré en étudiant l'effet d'un pigeon frugivore (*Drepanoptila holosericea*) de Nouvelle-Calédonie sur la germination du santal (*Santalum austrocaledonicum*), restent rares (Tassin *et al.*, 2008) (Fig. 7).

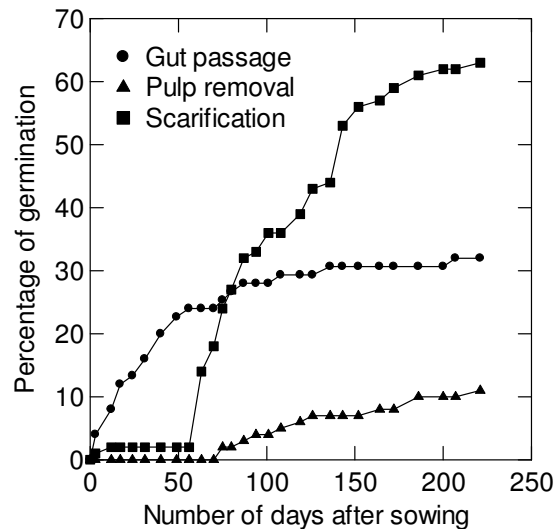
Des exemples similaires de facilitation de la germination ont été précédemment évoqués dans la partie traitant des invasions en cascade, avec l'étude de l'effet sur la germination de l'ingestion de semences de plantes invasives par deux oiseaux exotiques présents à La Réunion.

La facilitation de la germination ne constitue cependant pas une condition du succès d'un processus de dispersion par un agent biologique. Le simple déplacement des semences est en soi une réussite. De surcroît, dans le domaine de l'endozoochorie, les exemples selon lesquelles une espèce végétale est pour ce faire conduite à sacrifier une partie de ses semences pour assurer la dispersion d'une autre part restent rares :

¹ Les auteurs ayant mis en évidence le rôle des oiseaux pour expliquer la rapidité de migrations végétales lors de changements climatiques, y compris pour des espèces ne produisant pas de fruits charnus, ne sont manifestement pas de cet avis. Dans le cadre spécifique de l'ornithochorie, il reste néanmoins légitime de retenir cette adéquation entre traits de vie et ce mode de dispersion.

dans le pire des cas, la capacité germinative des graines reste inchangée avant et après ingestion (Traveset, 1998).

Figure 8. Variation du pourcentage de germination des semences de *Santalum austrocaledonicum* avec le nombre de jours suivant la germination, en référence à trois traitements : ingestion des fruits par *Drepanoptila holosericea*, ablation de la pulpe, scarification mécanique (d'après Tassin *et al.*, 2008). Cet exemple illustre le cas peu fréquent dans la littérature où l'ingestion permet d'accroître la germination des graines si l'on se réfère à des graines dépulpées.

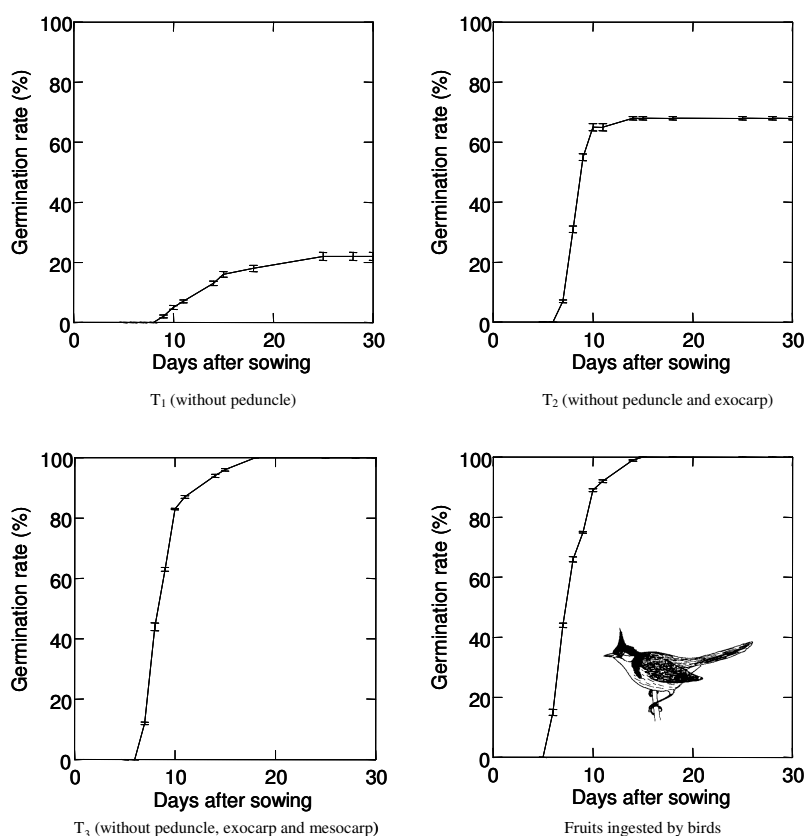


Je me suis intéressé aux facteurs permettant d'expliquer cette facilitation éventuelle de la germination, et notamment aux traits de vie susceptibles d'entrer en jeu. J'ai choisi le faux-poivrier (*Schinus terebenthifolius*), plante commune à basse altitude à La Réunion, mais pour laquelle on n'observe, tout au moins dans les zones rurales, que très peu de plantules.

Chez le faux-poivrier, l'effet positif de l'ingestion de fruits sur la germination semble essentiellement lié à l'ablation du pédoncule lors de l'alimentation. La chute naturelle des fruits maintient quant à elle ce pédoncule avec le fruit. Or, l'arrachement du pédoncule apparaît comme la seule possibilité de rendre le fruit perméable à l'eau dans la mesure où il est enveloppé d'un péricarpe cireux particulièrement imperméable (Tassin *et al.*, 2007a) (Fig. 8). Les fruits intacts pour lesquels le pédoncule est maintenu ne germent pas. Seulement 22 % des fruits privés de pédoncule germent au bout de 30 jours (Fig. 8, T₁). Quand l'exocarpe est supprimé, le taux de germination s'élève à 68 %, pour un délai qui s'abaisse à 14 jours (Fig. 8, T₂). La suppression du mésocarpe permet quant à elle d'atteindre un taux de germination de 100 % en 18 jours (Fig. 8, T₃). L'ingestion des fruits par les oiseaux permet également d'assurer la germination de tous les fruits, le délai de germination étant ramené à 15 jours seulement (Fig. 8, T₄).

Ces résultats viennent éclairer des résultats préliminaires mais incomplets conduisant à conclure, en l'absence d'une telle analyse, à la dépendance de la germination à l'égard des oiseaux (Panetta & McKee, 1997).

Figure 9 – Courbe de germination de semences de *Schinus terebenthifolius* pour des fruits sans pédoncule (T₁), sans exocarpe (T₂) sans mésocarpe (T₃), et après ingestion par des oiseaux (T₄) (d'après Tassin *et al.*, 2007a)



L'examen des fruits de *Schinus terebenthifolius*, en relation avec les patrons de germination qui viennent d'être évoqués, ont suffi à me persuader que l'approche de la dispersion par un « syndrome » que révélerait un examen visuel rapide du fruit présentait un certain nombre de limites. Une observation plus attentive me paraissait nécessaire pour identifier des syndromes plus fins, que l'on pourrait alors qualifier de « *syndromes de facilitation de la germination* ». Ainsi avais-je procédé pour le faux-poivrier pour prédire (au moins *a posteriori*) les effets de l'ingestion sur la germination de graines de cette espèce. Une telle démarche n'était-elle pas reproductible, moyennant un minimum de formalisation ?

Restait alors à la formaliser au travers d'une gamme de critères applicables à toute espèce productrice de fruits charnus. Au-delà de la simple caractérisation, s'est alors rapidement manifestée l'idée d'en tirer un cadre de prédiction. Il s'agissait alors de repérer les critères capables d'expliquer, de manière fiable, la réponse germinative d'une graine à l'ingestion par un oiseau et, au-delà, d'appréhender le rôle possible de l'avifaune dans la dispersion de la plante ainsi considérée. C'est dans cette voie que je me suis donc orientée, en 2004, en faisant ingérer à mes bulbuls captifs les fruits d'une douzaine de plantes différentes.

Je concède qu'à cette époque, je croyais pouvoir déceler des différences de patrons germinatifs entre plantes exotiques invasives et plantes indigènes. Je me suis par la suite convaincu que si une telle différence biologique pouvait se manifester (ce dont je doute de plus en plus), je n'allais probablement jamais la trouver dans la structure des fruits.

J'en suis donc resté au domaine restreint de l'endozoochorie.

3.2. Vers un modèle de prédiction

De manière très récente, a émergé la perspective de disposer de modèles d'assemblages de traits biologiques permettant de prédire la réponse de semences à différents mécanismes de dispersion, dont la zoochorie. Cette idée est notamment portée par les revues *Functional Ecology* et *Oikos*, qui ont publié plusieurs articles sur ce thème (Traveset *et al.*, 2001 ; Römermann *et al.*, 2005 ; Bruun & Poschlod, 2006 ; Robertson *et al.*, 2006).

Mes travaux conduits à La Réunion, visant à investiguer la réponse germinative de diverses espèces végétales à l'ingestion par *Pycnonotus jocosus*, m'ont également amené à m'intéresser à un tel modèle. Il est possible d'ordonner les espèces considérées selon deux gradients principaux liés d'une part au niveau de dormance induite par la dormance physique induite par la pulpe, et d'autre part à la dormance tégumentaire. Sur la figure 10 positionnant les 12 espèces étudiées selon ces deux gradients, les fruits sont positionnés d'autant plus vers le haut que leur pulpe est épaisse, et d'autant plus vers la droite que leur tégument présente des structures favorables à sa perméabilité. Or, à ces deux gradients se superposent deux gradients de réponse à l'ingestion par *P. jocosus* : un gain progressif du taux de germination est observé le long de ces deux gradients. Il est intéressant d'observer que des espèces très invasives à reproduction exclusivement sexuée (*Clidemia hirta*, *Ligustrum robustum*) sont situées en bout de gradient.

Les critères très simples à appréhender que nous avons retenus pour caractériser le tégument et la pulpe, en lien avec la réponse germinative de la graine à son passage dans le tractus digestif de l'oiseau, sont précisés dans l'encadré 1. Ils correspondent à un examen rapide mais attentif du fruit et de la graine, qu'il s'agit tout au plus de placer sous le champ d'une loupe binoculaire afin d'en dégager une vision « de proximité ».

Encadré 1. Critères de notation semi-quantitative du tégument et de la pulpe d'une espèce végétale à fruit charnu, comme prédicteurs de la réponse germinative de la graine à l'ingestion par un oiseau frugivore (d'après Tassin *et al.*, soumis).

DUR-TEG : Caractérisation du tégument

Catégorie 3 – tégument complet (enveloppant toute la graine sans aucune ouverture) ; si présence d'opercule, ce dernier étant étanche.

Catégorie 2 – tégument présentant une petite ouverture ou à opercule fragile.

Catégorie 1 – tégument présentant une ouverture importante.

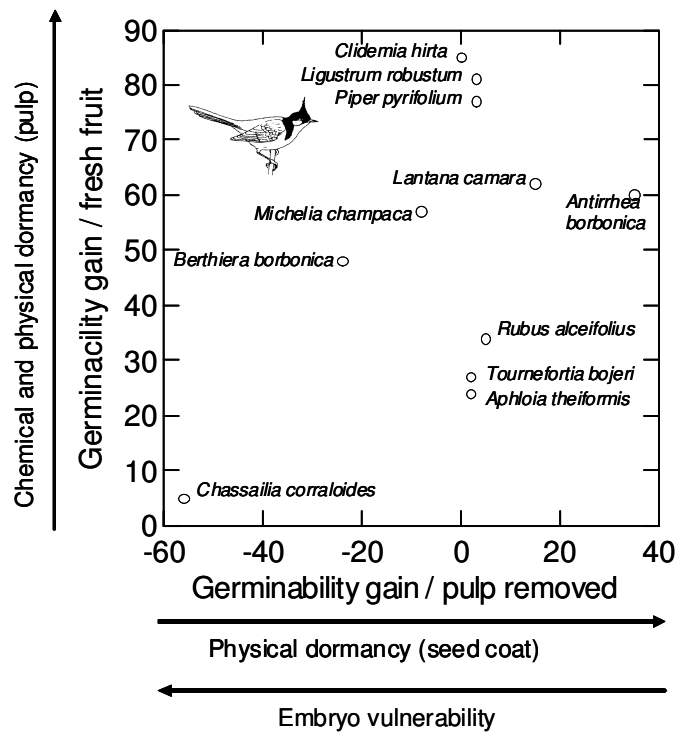
DUR-PULP : Caractérisation de la pulpe

Catégorie 3 – pulpe très collante, ou très épaisse (> ou = taille max de la graine).

Catégorie 2 – pulpe légèrement collante, ou moyennement épaisse (< taille graine, > 1/3 taille graine).

Catégorie 1 – pulpe non collante, ou mince (< 1/3 taille graine).

Figure 10 – Modèle de prédiction du gain de germinabilité des semences en fonction des dormances induites par le manteau de la graine et la vulnérabilité de l'embryon, en abscisses, et par la dormance physique ou chimique de la pulpe, en ordonnées (Tassin, récemment soumis à *Functional Ecology*).



L'examen proposé vise au bout du compte à identifier, et semi-quantifier les facteurs de dormance de la semence. La dormance n'est certes pas inhérente à la dispersion mais elle participe à l'efficacité de cette dernière, en conduisant à différer si nécessaire l'entrée en germination des graines dispersées (Van der Pijl, 1982). De nombreuses stratégies ont été inventées dans le monde végétal à cet effet.

Par exemple, *Acacia mearnsii* présente clairement une telle stratégie visant à promouvoir la germination rapide des graines les plus grosses (> 4,2 mm de diamètre), les autres entrant très rapidement en dormance (Tassin, 2007).

3.3. Mécanismes d'accrochage à des supports végétaux

Il est assez frappant d'observer que l'essentiel des études portant sur la dispersion des semences demeure centrée sur leur transport, mais s'attarde peu sur leur ancrage final à leur support de germination. La phase située entre le transport et la germination, tous deux abondamment étudiés, reste pour ainsi dire négligée. A ma connaissance, il n'existe par exemple aucune étude investiguant les liens entre la rugosité d'un substrat et la forme d'une semence dispersée par le vent, alors qu'à

l'évidence, la dispersion s'achève par une mise en relation physique, facilitatrice ou au contraire défavorable, de ces deux composantes.

Aussi mes recherches n'ont-elles pas exclusivement porté sur l'endozoochorie. La dispersion des semences par le vent s'appuie sur des combinaisons de processus qui, j'en suis convaincu, sont encore loin d'avoir révélé leur richesse.

A La Réunion, dans le cadre d'une analyse générale des relations entre traits des semences et germination, je me suis intéressé aux particularités morphologiques permettant aux semences de certaines espèces de s'accrocher à des supports vivants. Les fruits de l'espèce *Weinmannia tinctoria* disposent ainsi de poils tégumentaires leur permettant de s'accrocher aux stipes des fougères arborescentes. L'observation systématique au sein de deux parcelle de 1 ha a montré que 99,6 % des plantules de *W. tinctoria* étaient présentes sur des supports vivants, dont 90,5 % pour le site de Bon Accueil (Derroire *et al.*, 2007). Ces observations sont conformes aux observations réalisées sur d'autres espèces de *Weinmannia* au Chili et en Nouvelle-Zélande (Räber 1991 ; Christie & Armesto 2003 ; Coomes *et al.* 2005). Un tel mécanisme permet à la graine de germer dans des conditions lumineuses, alors qu'elle est incapable d'y parvenir à l'obscurité (Derroire *et al.*, 2007). Comme le fait remarquer D. Wenny, et comme l'illustre ce cas d'étude, les concepts de facilitation de la succession et de succession dirigée se rejoignent (Wenny, 2001).

A ma connaissance, aucun auteur ne rapproche les mécanismes de dispersion épizoochore de ceux que l'on observe chez des espèces comme *W. tinctoria*, permettant aux semences de s'accrocher à des supports végétaux. Il n'existe pourtant pas de discontinuité entre ces mécanismes et la comparaison de ces derniers reste de mon point de vue à entreprendre, même si les supports végétaux ont la singularité de constituer des supports immobiles. Römmermann et ses collaborateurs plaident, dans le domaine de l'épizoochorie, pour l'identification de relations permettant de prédire la capacité de dispersion d'une espèce par épizoochorie, en se référant exclusivement à l'analyse de ses traits (Römmermann *et al.*, 2006). Une approche comparable reste à développer s'agissant des graines susceptibles de s'accrocher à des supports végétaux, au bénéfice d'une germination facilitée.

Dans le cas de *W. tinctoria*, le recouvrement spatial entre les taches de plantules et les fougères arborescentes est patent. Sur le site de Bon Accueil, 99,3 % des plantules sont localisées sur un support végétal, dont 73,9 sur les stipes de fougères arborescentes (*Cyathea borbonica*, *C. glauca*, *C. excelsa*). Le nombre de plantules augmente de surcroît avec la hauteur et le diamètre des stipes de *Cyathea sp.* (Derroire *et al.*, 2007).

Un tel mécanisme d'ancrage des semences à des supports favorables à la germination n'apparaît pas si rare que l'on pourrait le penser au premier abord. Ayant observé cette particularité sur *W. tinctoria* dans les forêts humides d'altitude de La Réunion, nous nous sommes par la suite aperçus, Eric Rivière et moi, que cette apparente singularité était probablement partagée par bon nombre d'autres espèces ligneuses. J'ai quitté La Réunion avant de pouvoir mettre en place des expérimentations s'y rattachant. Mon successeur a pris le relais est sur le point de publier d'intéressant résultats confirmant cette particularité qui, au bout du compte, n'en est plus vraiment une. Il reste hasardeux, en l'absence d'expérimentations *ad hoc*, d'analyser les avantages d'un tel patron de dispersion. On peut émettre l'hypothèse d'un bénéfice tiré d'un micro-environnement humide et donc favorable à la germination et au développement de la plantule, mais surtout d'un meilleur accès à la lumière. Des

essais complémentaires avaient en effet montré, pour *W. tinctoria*, que la germination ne pouvait advenir en l'absence de lumière (Derroire et al., 2007).

Une mise en perspective de tels processus s'impose dès lors avec les mécanismes de dispersion épizoochore impliqués dans l'introduction fortuite d'espèces allochtones. L'analyse de la célèbre *Flora juvenalis*, consécutive à l'installation d'unités de traitement de la laine sur les bords du Lez, dans l'Hérault (Le Floch, 1991), resterait à entreprendre dans ce sens, ce qui figure dans mes perspectives.

3.4. De l'analyse des traits de vie à la prise en compte des événements rares

S'intéresser aux processus de dispersion conduit de manière implicite à devoir se pencher sur les événements improbables, mais responsables d'une extension spatiale majeure. A La Réunion, la manifestation régulière de cyclones invite naturellement à prendre en compte ce type d'événement météorologique. L'évaluation des dégâts du vent sur les arbres procède de cette démarche visant à privilégier les événements extrêmes dans l'analyse de la résistance mécanique d'une structure. La capacité des arbres à se décharger de sa propre prise au vent en se déparant de son feuillage apparaît déterminante pour se maintenir sur pied (Tassin & Hermet, 1994).

Quelques années plus tard, j'ai été à nouveau conduit à tirer parti de l'occurrence d'une forte tempête tropicale pour mesurer la distance maximale de dispersion de gousses depuis des alignements d'*Acacia mearnsii* (Tassin, 2002). Une difficulté certaine est de publier des résultats aussi peu conventionnels. Ainsi de ce bulbul (*Pycnonotus jocosus*) en cage qui, doté d'une physiologie singulière, mettait beaucoup plus de temps que ses congénères à évacuer les graines ingérées dans le cadre de mes expérimentations. Cet individu singulier se révélait donc capable de disperser les graines sur de plus longues distances que les autres. Ceci sans compter les effets d'ingestion croisées, l'absorption de fruits poilus retardant manifestement l'évacuation de fruits glabres ingérés par la suite, de telle sorte que ces derniers bénéficiaient également d'un rayon de dispersion soudainement accru. Des expérimentations en ce sens resteraient à entreprendre.

Que l'on m'autorise à revenir une nouvelle fois sur le cas très atypique du tamarin des Hauts. La présence à l'Ile de la Réunion de *Acacia heterophylla*, tétraploïde de *Acacia mangium*, d'origine australienne, dont la dispersion est classiquement assurée par les fourmis (myrmécochorie), est en effet un très bel exemple d'anomalie. L'hypothèse de l'entrée en jeu d'oiseaux marins, notamment le pétrel de Tahiti (Kull et al., sous presse), déjà évoqué ici, fournit une illustration flagrante de la manière dont la dispersion peut s'affranchir superbement des voies qu'elle est censée emprunter...

Tout au moins la prise en compte de tels événements rares vaut-elle nécessairement pour des échelles de temps étendues, susceptibles d'intercepter de telles « inéventualités ». Elle échappe implicitement à l'expérimentation mais relève de l'analyse *a posteriori*. Elle met également en lumière la difficulté de disposer d'un grain d'analyse adéquat. Impossible de rendre compte de la biogéographie sans recourir à un grain d'analyse extraordinairement lâche permettant de capter les événements rares...

4

Conséquences sur la structuration des populations et des communautés d'espèces

L'étude de la dispersion *s. l.* d'espèces végétales ne constitue pas une fin en soi, en tant qu'ensemble de mécanismes biologiques, mais trouve sa véritable dimension dans son effet sur le devenir des populations ou des communautés d'espèces, qu'il s'agisse des plantes dispersées, ou des communautés accueillant ces plantes.

Les implications du processus de dispersion sur l'organisation et la distribution du vivant sont extrêmement vastes. Elles restent certes partielles, et l'écueil consistant à tenter de prévoir la distribution des plantes sur la seule base de leur syndrome de dispersion a été relevée dès la fin du XIX^{ème} siècle (Hildebrand, 1873). Nathan (2001) envisage trois grands types d'effets (i) la survie, la croissance et la reproduction des individus, (ii) la conservation, l'évolution et la géographie de la distribution des espèces, ainsi que (iii) la composition, la structure et la dynamique des communautés et des populations. C'est sur ce troisième point que j'ai choisi de me positionner pour poursuivre en aval mes investigations relatives à la dispersion.

Dans un article résolument provocateur (*When seed dispersal matters*), Howe et Miriti (2004) rappellent qu'il est vain de tenter de prédire la distribution spatiale d'espèces produisant de grandes quantités de fruits, comme certains ficus capables de produire des centaines de millions de graines au cours de leur vie.

La question n'est plus de tester la validité de l'hypothèse de Janzen-Connell, mais de savoir quand et où l'effet de l'échappement aux parents représente un effet déterminant sur la démographie du peuplement. Selon ces mêmes auteurs, la dispersion importe au plan démographique dans trois cas pour lesquels la probabilité de survie est assurément élevée : (i) échappement effectif à la mortalité liée à la densité, à proximité des parents, (ii) colonisation de nouveaux sites, et (iii) accès à des sites critiques pour le développement des plantules (Howe & Miriti, 2004).

Dans le contexte sociétal actuel, une question centrale est de comprendre, ou si possible de prédire, comment le fonctionnement des écosystèmes est modifié si certaines espèces ne survivent pas à certains changements, notamment climatiques, et si d'autres au contraire, s'agissant notamment d'espèces invasives, s'y installent.

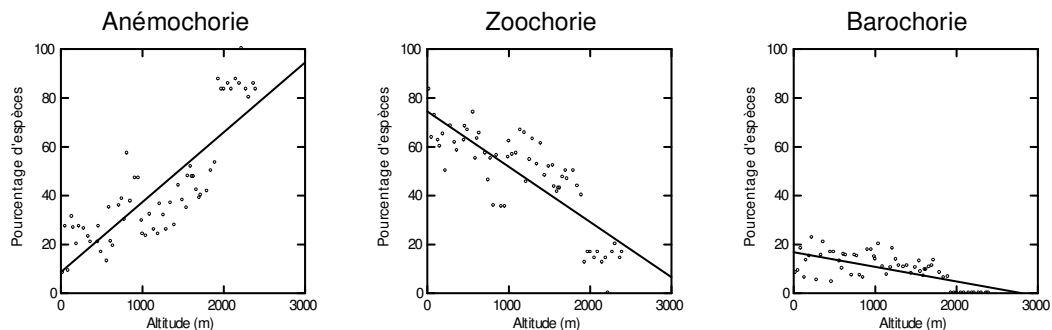
4.1. Gradients écologiques de colonisation

Mon séjour à La Réunion m'a naturellement conduit à investir le gradient altitudinal de distribution d'espèces que l'on y peut aisément observer. Je me suis notamment intéressé aux gradients altitudinaux de distribution de la flore exotique, de la flore indigène ligneuse, mais également de l'avifaune (exotique et indigène) (Tassin & Rivière, 2003 ; Tassin *et al.*, 2004 ; Tassin *et al.*, 2006b). Une autre singularité propre

à un relief aussi accusé relève d'une situation où la migration potentielle d'espèces le long de ce gradient altitudinal est considérablement facilitée par l'étrécissement des distances, la forme dominante d'une île volcanique se rapprochant de près au modèle géométrique du cône pour lequel les distances inter-altitudinales sont fortement minimisées.

La caractérisation des syndromes de dispersion des arbres et arbustes selon leur position moyenne le long du gradient altitudinal permet d'obtenir une représentation de la variation altitudinale de la proportion d'espèces concernées par chaque type de dispersion au sein des communautés en place (Figure 11).

Figure 11 – Variation altitudinale de la proportion d'espèces concernées par chaque type de dispersion (Anémochorie $r = 0.837$, zoochorie $r = -0.820$, barochorie $r = -0.671$) à La Réunion.



La distribution altitudinale des types de dispersion n'est pas aléatoire. Les proportions relatives de ces types de dispersion varient de manière relativement linéaire avec l'altitude. Une telle distribution interpelle. La zoochorie est-elle bien la manifestation d'une co-évolution entre disperseurs, certes plus fréquents à basse altitude, et les plantes ? Ou bien n'est-ce qu'un effet de la diminution linéaire de la productivité, en relation avec l'affaiblissement de la température, qui ayant pour effet de réduire les possibilités d'allouer les ressources énergétiques à l'élaboration d'enveloppes charnues, conduirait de manière indépendante de la présence de disperseurs à la perte du syndrome de zoochorie ? Faut-il à l'inverse considérer que les espèces à dispersion ornithochore ont été privilégiées à basse altitude, parce que mieux dispersées ? Il n'est guère possible d'aller plus avant dans la formulation de telles hypothèses.

4.2. Conséquences écologiques des invasions de plantes

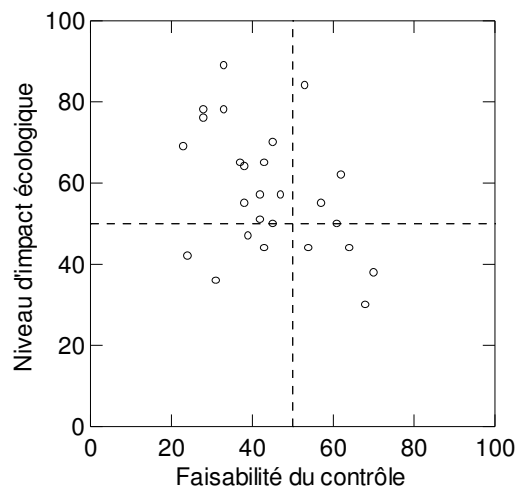
S'intéresser aux conséquences écologiques des invasions de plantes invasives ne relève pas directement de l'étude de la dispersion. C'en est cependant un prolongement naturel, un regard de côté permettant de jauger les conséquences de la dispersion. C'est là l'occasion de se persuader une fois de plus que si la dispersion ne constitue qu'une étape préliminaire et basique, s'arrêtant au seuil d'une dynamique de colonisation déployant une succession de processus à venir, elle n'en est pas moins déterminante.

Clidemia hirta n'aurait probablement jamais compromis la régénération de plantes indigènes en réserve de Mare-Longue, à La Réunion, si ce petit arbrisseau à fruits

charnus n'avait jamais été dispersé par les oiseaux depuis un jardin jusqu'à cette relique de forêt primaire de basse altitude, à la manière peut-être du battement d'aile du papillon du d'Edward Lorentz.

L'évaluation des conséquences de l'introduction d'espèces devenues invasives sur les communautés d'espèces indigènes souffre d'un déficit de standardisation. A La Réunion, l'analyse des études conduites en la matière révèle, comme cela a été montré dans une synthèse que j'ai coordonnée, un manque patent d'homogénéité qui compromet toute possibilité de comparaison ou de hiérarchisation (Tassin *et al.*, 2006a). Des approches transversales sont pourtant nécessaires. Une alternative que j'ai mise en œuvre à La Réunion avec l'aide d'une étudiante stagiaire (Mireille Cazanove) a été d'adapter une méthode proposée par Hiebert dans les parcs naturels américains, qui m'a permis de hiérarchiser les plantes ligneuses invasives les unes par rapport aux autres, selon leur impact écologique mais également selon la faisabilité de leur contrôle (Figure 12).

Figure 12 – Positionnement relatif des principales plantes invasives ligneuses de La Réunion selon leur impact écologique et la faisabilité de leur contrôle (adapté de Tassin *et al.*, 2006a).



De manière également transversale, j'ai tenté de conduire une synthèse des conséquences écologiques des invasions de plantes à l'Île de La Réunion. Ce travail conduit avec des partenaires de la recherche et du développement a fait l'objet d'une publication (Tassin *et al.*, 2006c). Sans dessein d'iconoclastie, je ne présenterai ci-après que les éléments qui attestent d'effets positifs des invasions. Ce choix n'a d'autre raison que de contribuer à montrer sous cet angle que les conséquences écologiques d'une introduction ne diffèrent pas, par nature, des conséquences écologiques d'une dispersion non opérée par l'homme. Le discours dominant sur les invasions biologiques, volontiers alarmiste et radical, parfois construit sur la base d'éléments peu étayés, prétend volontiers le contraire.

Or, on ne peut considérer les conséquences écologiques de ces invasions de plantes comme *a priori* exclusivement négatives (Low, 1999), la composition, la structure ou les fonctions de l'écosystème envahi étant alors réduites. La durabilité effective des impacts

écologiques d'espèces invasives reste néanmoins peu documentée, ceux-ci n'étant étudiés que depuis peu. Aussi certains auteurs ont-ils envisagé ces effets comme passagers (Perrier de la Bâthie, 1928), parfois même favorables, des exemples attestant de la colonisation possible de la végétation indigène au sein de taches d'invasion, à la faveur d'un changement de structure de végétation (Woods, 1997). Au sein des peuplements d'*Acacia mearnsii* de La Réunion, un tel effet a été pressenti mais les quelques essences indigènes présentes en sous-bois n'ont été observées qu'à proximité de reliques de forêt primaire, à un stade de développement peu avancé, et de manière peu fréquente (Tassin *et al.*, accepté).

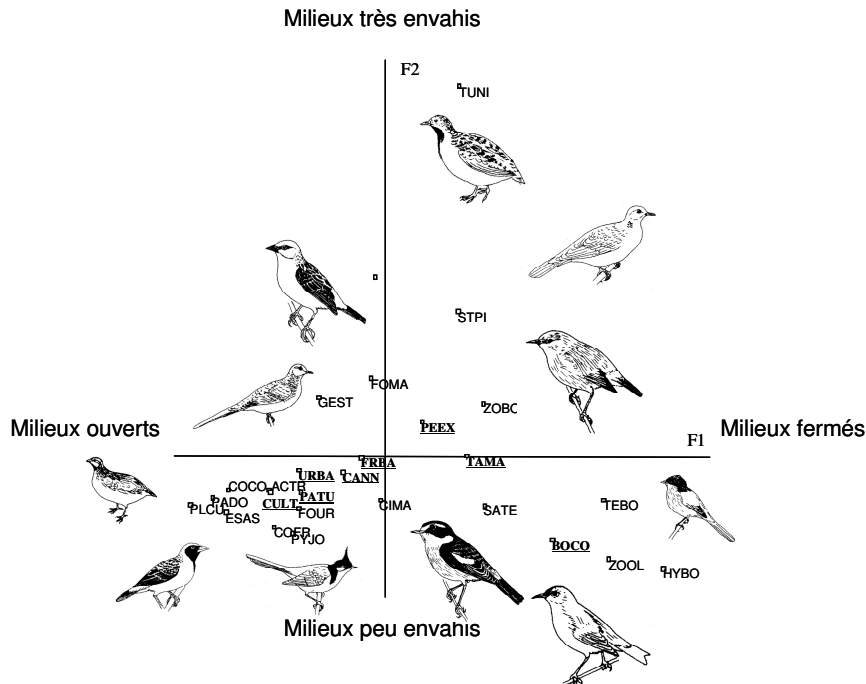
Mais les effets positifs éventuels des espèces invasives portent, beaucoup plus souvent semble-t-il, sur l'adjonction d'une ressource nouvelle au sein de l'écosystème colonisé. Une plante invasive peut constituer une ressource alimentaire (ex : nectar, fruits) déterminante dans son milieu d'accueil, dont peuvent bénéficier les communautés animales. Comme je l'avais mis en évidence dans ma thèse, l'avifaune indigène de La Réunion investit parfois des habitats envahis. Les taches d'invasion d'*Acacia mearnsii* présentent une densité élevée en Hémipode de Madagascar *Turnix nigricollis* qui se nourrit en partie de la macrofaune présente dans la litière. De la même façon, *Ulex europaeus*, *Cuphea ignea* et plusieurs espèces du genre *Fuchsia* (*F. magellanica*, *F. x exoniensis*, *F. boliviana*) fournissent une ressource en nectar pour l'oiseau-lunettes vert *Zosterops olivaceus*, et l'Oiseau-lunettes gris *Zosterops borbonicus borbonicus* visite les fleurs du Tulipier du Gabon (*Spathodea campanulata*), avec une telle ferveur qu'il en assure vraisemblablement la pollinisation, au risque d'en faire une nouvelle espèce invasive pour La Réunion.

Mais cette mise à disposition de nouvelles ressources alimentaires peut également faciliter de nouvelles invasions, selon un processus en cascade déjà évoqué. A La Réunion, c'est le cas de plantes à fruits charnus (ex : *Ardisia crenata*, *Clidemia hirta*, *Flacourtia* spp., *Fuchsia* spp., *Hedychium* spp., *Lantana camara*, *Ligustrum robustum* subsp. *walkeri*, *Litsea glutinosa*, *Psidium cattleianum*, *Rubus alceifolius*, *Schinus terebenthifolius*, *Solanum mauritianum*) dont s'alimentent plusieurs oiseaux exotiques d'introduction relativement récente comme Le Leiothrix jaune *Leiothrix lutea* (Tassin & Rivière, 2001) ou le Bulbul orphée *Pycnonotus jocosus* (Mandon-Dalger *et al.*, 2004), déjà évoqués dans le chapitre 2.

Une autre approche, utilisable à des échelles spatiales plus larges, consiste à bénéficier d'indicateurs de qualité des paysages. J'ai utilisé cette démarche en recourant à l'avifaune comme critère d'appréciation des paysages, sur la base d'un modèle de correspondance entre les unités de paysages et la composition du peuplement aviaire. Cela m'a permis de positionner les zones envahies par *Acacia mearnsii* par rapport aux autres types de paysages, en référence à leur composition avifaunistique (Tassin & Balent, 2004).

La figure 13 montre que l'avifaune s'ordonne principalement le long d'un gradient écologique F₁ allant des milieux les plus ouverts (depuis la canne à sucre) jusqu'aux milieux les plus fermés (jusqu'aux forêts primaires), puis le long d'un autre gradient écologique F₂ allant des milieux les moins envahis aux milieux les plus envahis par *Acacia mearnsii*. Ces derniers types de milieux abritent des espèces d'oiseaux granivores ou trouvant leur alimentation au sol, mais le silence rude et profond de ces bois n'est jamais troublé par le chant d'aucune espèce indigène. En d'autres termes, cette étude venait confirmer ce que l'on pressentait : ces taches d'invasion d'acacias ne présentent qu'un médiocre intérêt pour le maintien de la biodiversité à l'échelle des paysages.

Figure 13 – Représentation des espèces et des variables les plus contributives aux deux premiers facteurs de l'AFCVI du tableau de relevés d'avifaune restreint aux 18 espèces présentes dans au moins 10 relevés. Les deux facteurs F_1 et F_2 correspondent respectivement à un gradient d'ouverture-fermeture des milieux, et à un gradient d'invasion par *Acacia mearnsii*.

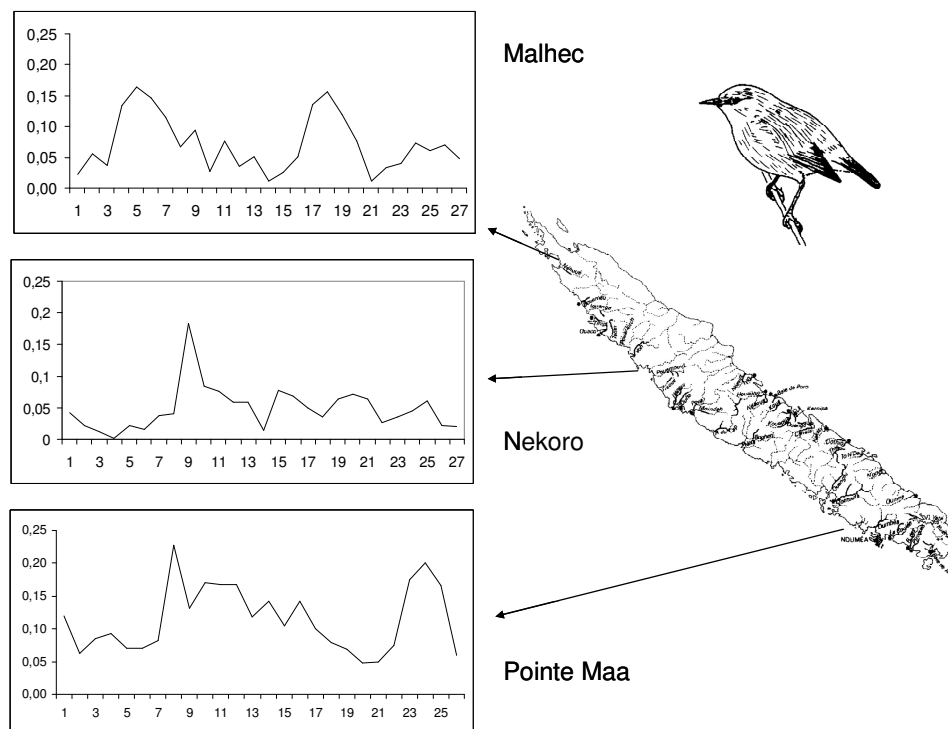


4.3. Structuration des couples « dispersés / disperseurs » en formations naturelles

J'ai présenté plus haut, à l'échelle d'espèces particulières, la boucle rétro-active qui semble unir à La Réunion les densités de l'oiseau frugivore *Pycnonotus jocosus* et de la plante à fruits charnus *Clidemia hirta*. A l'échelle des communautés d'espèces, ce type de lien apparaît moins aisé à mettre en évidence.

En Nouvelle-Calédonie, à la faveur du dynamique projet de Conservation de la Forêt Sèche, j'ai pu approcher ce type de dépendance pressentie entre des communautés d'arbres à fruits charnus et des communautés d'espèces d'oiseaux frugivores. Je dispose de données portant sur un suivi de deux ans de la phénologie de la reproduction sur 4 sites de forêt sèche (dont 3 représentés sur la figure ci-après), ainsi qu'un suivi d'une année de l'avifaune au sein de chacun des sites. Ces données sont en cours de traitement. De premières représentations graphiques montrent que les profils phénologiques de la flore diffèrent sensiblement du nord au sud. Sur la figure 13, le site le plus au nord (Mahlec), au sein desquelles on rencontre le moins grand nombre d'espèces d'oiseaux frugivores, témoigne de variations brutales de production de fruits matures au cours du temps, et présente les niveaux les plus bas parmi les trois sites. A l'inverse, le site le plus au sud (Pointe Maa) apparaît mieux pourvu en espèces « fruitières », de manière plus régulière tout au long de l'année ; c'est parallèlement sur ce site que l'on observe le plus grand nombre d'espèces d'oiseaux frugivores.

Figure 14 – Variation latitudinale de la proportion d'espèces en cours de fructification en Nouvelle-Calédonie.



4.4. Structuration génétique après immigration ancienne : le santal

Ce dernier point échappe sensiblement au fil conducteur de ce dossier. Je choisis néanmoins de le développer dans la mesure où il permet d'appréhender les contours larges de la dispersion et de ses répercussions, avant même d'en préciser les limites, ce qui fera l'objet du chapitre suivant.

Le santal est un arbuste dont le bois de cœur peut être distillé pour en extraire des huiles essentielles très prisées en parfumerie. Il se distribue dans une bonne partie des îles du sud du Pacifique. Son étude possède dès lors un intérêt biogéographique et appliqué manifeste, et le santal représente une espèce qui, depuis une vingtaine d'années, suscite une dynamique de recherche ininterrompue au sein du Cirad. Basé à Nouméa de 2002 à 2005, j'ai à mon tour été impliqué dans la réalisation de plusieurs programmes de recherche sur le santal, dont un projet financé par le MEDD, coordonné par Jean-Marc Bouvet, également responsable de l'UR « diversité génétique » à laquelle, par commodité, ma Direction m'a rattaché tout au long de ce séjour. J'ai à ce titre participé à plusieurs ateliers régionaux (Nouvelle-Calédonie, Vanuatu, Fiji) consacrées au santal et ai noué des contacts avec les partenaires australiens, en me déplaçant à Perth (DPI) et à Cairns (James Cook University).

Je suis intervenu essentiellement dans la caractérisation des populations, ayant contribué à la redécouverte de la seule population de santals connue à ce jour sur la côte orientale de la Grande-Terre, et dans la caractérisation de l'autécologie de l'espèce. L'étude portant sur l'évaluation du rôle possible d'un columbidé frugivore (*Drepanoptila holosericea*) sur la dispersion du Santal a déjà été évoquée plus haut (Tassin *et al.*, 2008). J'ai de surcroît endossé la tenue de récolteur, ardemment sollicité pour adresser des échantillons de feuilles auprès du Laboratoire d'Analyses Génétiques du Cirad, à Baillarguet. J'ai néanmoins la prétention de croire, néanmoins, que mon rôle ne s'est pas arrêté à celui d'un simple commis postal, et que les éléments de connaissance que j'ai remis à mes collègues généticiens ont été aussi utiles que leurs analyses génétiques, qu'il fallait bien en bout de course interpréter sous une lumière plus éclairante que celle des néons d'un laboratoire de Montpellier.

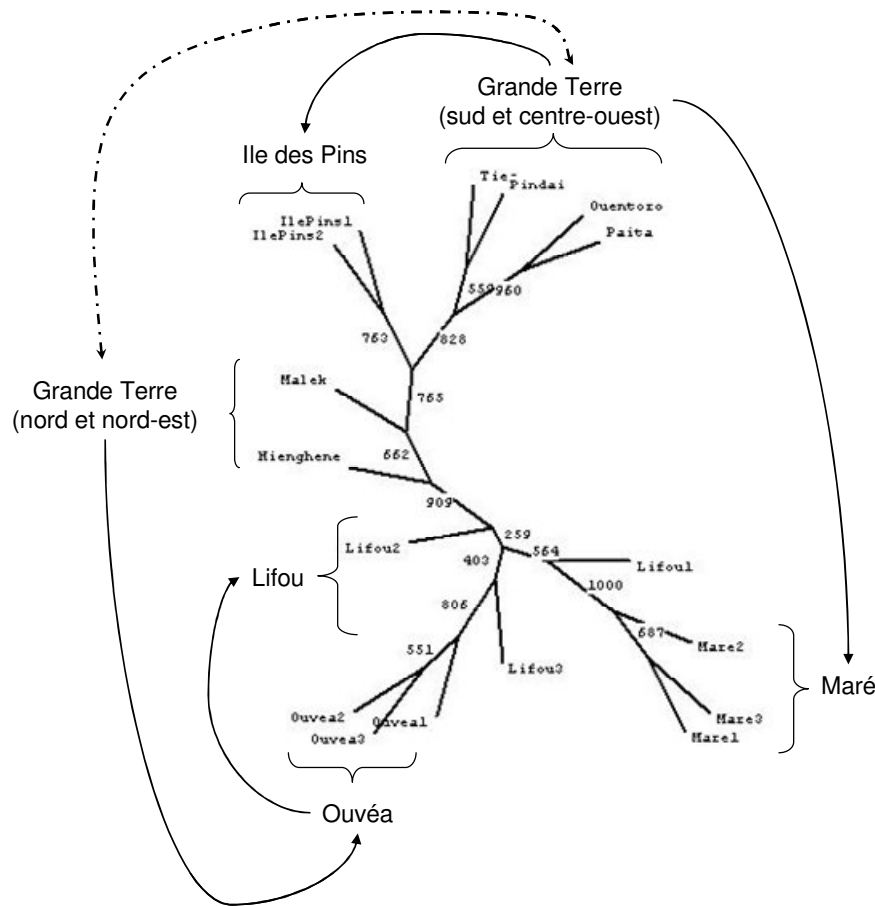
Une première analyse a visé à établir la structuration génétique du santal en Nouvelle-Calédonie, sur la base de 431 individus répartis dans 17 populations, et en recourant à 8 marqueurs microsatellites. Sans surprise, la diversité génétique est apparue plus élevée dans les îles les plus anciennes (Île des Pins, Grande-Terre), par rapport aux îles jeunes que constituent les Îles Loyauté. Leur taux d'hétérozygotie variait ainsi de 0.01 à Maré (Îles Loyauté) à 0.74 à l'Île des Pins. De manière plus intéressante, une forte différenciation génétique est apparue entre les diverses îles ($F_{ST} = 0.22$) (Bottin *et al.*, 2005). Au sein d'une même île, cette différenciation génétique est apparue d'autant plus élevée que les populations de santal considérées étaient géographiquement éloignées l'une de l'autre. Tant au niveau d'une population qu'au niveau de chaque île (abritant chacune plusieurs populations), l'isolement géographique apparaît comme un facteur de différenciation génétique.

Il était dès lors tentant de trouver dans l'analyse des processus de dispersion du santal des éléments d'explication à ce type de relation. La connaissance de l'âge de chaque île pouvait dès lors assurer un éclairage complémentaire, le passage du santal d'une île ancienne vers une île moins ancienne apparaissant plus probable que l'inverse.

Manifestement, le santal a bénéficié d'une dispersion longue (probablement avec l'assistance d'un pigeon de grande taille au comportement erratique, comme *Ducula pacifica*). Introduit naturellement sur Grande-Terre, alors en continuité avec l'Île des Pins, il a ensuite colonisé les Îles Loyauté. Le phylogramme représentant les diverses populations plaide pour l'existence de trajectoires privilégiées dans la progression de la colonisation du santal en Nouvelle-Calédonie, comme cela est indiqué dans la figure suivante.

On renoue donc ici directement avec le thème de ce mémoire, s'agissant de la mise à jour des cheminements de dispersion. Les approches moléculaires paraissent les seules actuellement capables de retracer de tels itinéraires de dispersion.

Figure 15 – Phylogramme des populations de santal en Nouvelle-Calédonie et trajectoires possible de colonisation de l'ensemble de l'archipel. Les pointillés suggèrent l'absence de certitude quant au point de colonisation initial (partie sud et centre-ouest de Grande Terre, ou bien partie nord et nord-est).



Une variabilité morphologique des fruits et des feuilles caractérise l'ensemble de ces populations (Bottin *et al.*, 2007). Une vingtaine de fruits et autant de feuilles juvéniles ont été prélevées au sein de sept populations éloignées les unes des autres. Les traits suivants ont été mesurés : longueur de la feuille, largeur et longueur de la graine. Les graines des populations de Grande Terre se sont avérées plus petites que celles des Iles Loyauté. Une corrélation apparaît entre les précipitations annuelles et la longueur ($R = 0.77$; $P < 0,05$), mais aussi avec la largeur des semences ($R = 0,75$; $P < 0,10$). Le nombre de mois secs est quant à lui apparu négativement corrélé, de manière également modérément significative, avec la largeur des graines ($R = -0,63$; $P < 0,10$).

De telles corrélations apparaissent liées à l'effet de la sélection naturelle, qui privilégie les semences les plus grosses dans les habitats les plus humides. Cette thypothèse formulée par Carlquist (1980) précise que l'évolution conduit à l'accumulation de réserves dans les semences, dans les habitats où la compétition est accrue par la diminution de la lumière, elle-même liée à l'abondance de la végétation dans les strates supérieures. De ce fait, la relative grosseur des graines des santals des Iles Loyauté, en comparaison de ce qui est observé sur la Grande Terre, pourrait constituer un avantage dans la mesure où la pluviosité y est plus élevée dans le premier cas.

5

Limites et perspectives que recouvre l'étude de la dispersion

Cette partie relève davantage d'une analyse finale que de la poursuite de la présentation de mes travaux de recherche.

Tout champ d'étude a ses limites. J'ai évoqué à plusieurs occasions le caractère modérément prédictif de la dispersion sur le devenir de la distribution d'une population végétale, en tant que processus initial auquel succèdent de nombreux autres processus déterminant la réussite ou l'échec de l'établissement d'une nouvelle plantule. C'est notamment un point de vue partagé par les modélisateurs des dynamiques forestières qui privilégient davantage d'autres paramètres démographiques, comme l'accroissement ou la mortalité.

Mais les limites de l'étude de la dispersion s'expriment également dans d'autres domaines, notamment dans l'absence de relations exclusives entre une espèce végétale et un agent de dispersion. L'exemple des disperseurs disparus, appelés à être remplacés par d'autres agents de dispersion, en fournit un bon exemple. En outre, une même espèce peut bénéficier d'agents de dispersion différents, ou bien même mettre en jeu plusieurs mécanismes de dispersion au sein d'une même espèce végétale.

5.1. La substitution de disperseurs par d'autres disperseurs

La rareté d'une espèce ou la faiblesse de sa régénération est volontiers imputée à une espèce animale disparue jouant naguère le rôle de disperseur. La formulation d'une telle hypothèse n'oblige pas, me semble-t-il, à une rare sagacité. Reprise en son temps par Temple (1979) pour expliquer la rareté du Tambalacoque à Maurice, et voyant là un effet direct de la disparition du dodo, qui valut à son auteur une publication dans *Science*, cette hypothèse, devenue presque un aphorisme, est volontiers formulée.

Ainsi, à La Réunion, le confinement spatial du Grand Natte ne paraît devoir d'expliquer que par la disparition des tortues terrestres, de même que l'endémicité extrêmement localisée (quelques hectares) d'un *Ochrosia* en forêt sèche de Nouvelle-Calédonie (*Ochrosia inventorum*).

Dans le cadre de mon intervention dans le projet « Baobabs » en cours à Madagascar, des expérimentations seront réalisées courant 2008, en relation avec l'Université d'Antananarivo et le Parc de Tsimbazaza, pour tester le rôle possible des autruches dans la dispersion des graines de baobabs. Ces autruches endosseront alors, à leur insu, le rôle de feu l'Aepyornis, ratite géant tôt disparu après la colonisation de l'île par les premiers peuplements humains. Des tortues des Seychelles viendront également leur prêter main forte. De tels tests sont, reconnaissons-le, assez aisés à

mettre en œuvre, au-delà des quelques autorisations qu'il faut obtenir auprès de la direction du Parc, quand on ne demande aux espèces figurantes que de consentir à nos attentes et de s'exécuter en de brefs délais.

A cette vision archéologique de la dispersion peut s'adjoindre une perception réactualisée du processus, visant à identifier les espèces susceptibles de se substituer aux disperseurs disparus. En Nouvelle-Calédonie, j'ai ainsi débuté l'étude de la dispersion d'*Ochrosia inventorum* par le cerf rusa, originaire d'Indonésie et devenu très commun en milieu forestier. J'ai collecté au sol des « régurgitats », correspondant à des fruits ingérés, dont la pulpe manifestement attractive avait partiellement disparu, et dont la graine présentait des traces de dents. Les tests de germination que j'ai mis en place ont été malheureusement incorrectement suivis et n'ont pu être valorisés. Ils montraient néanmoins que ce cerf introduit était capable d'assurer à son tour la dispersion des graines d'*O. inventorum*, ce qui pouvait expliquer que ce dernier était devenu localement commun.

Aussi, à Madagascar et de manière similaire, est-il prévu de tester l'effet de l'ingestion des graines de baobabs sur leur germination, en recourant cette fois aux potamochères introduits, également naturalisés en grand nombre.

Faut-il en outre réellement considérer, comme l'affirment Guimaraes *et al.* (2008), que la plupart des gros fruits sont les témoins de disperseurs disparus (*ghosts of past mutualisms*) ? La sélection massale qui a opéré lorsque de telles disparitions remontent déjà à plusieurs siècles, voire plusieurs millénaires, ne devrait-elle pas depuis longtemps avoir agi en faveur des individus produisant de petits fruits ? Il me semble que ces points restent à éclaircir, et que restreindre l'apparence d'un fruit au seul syndrome de dispersion est très probablement réducteur. En revanche, les réponses qu'appellent de tels questionnements, et qui font davantage appel aux réserves contenues dans la graine, sortent du champ précis de la dispersion. Des collaborations avec des physiologistes de la germination et du développement de la plantule apparaissent potentiellement fertiles.

5.2. Dispersion et propagation végétative

L'étude que j'ai conduite à La Réunion sur les modes de propagation de *Schinus terebenthifolius* montre que cette espèce a recours à deux modes de propagation : la dispersion de graines découlant de la reproduction sexuée, mais également le drageonnage.

Tableau 2 – Densité de plantules de *Schinus terebenthifolius* issues respectivement de semences et de drageons, selon les deux grands types de milieu rencontrés en zone de basse altitude à La Réunion (d'après Tassin *et al.*, 2007a).

	Plantules issues de semences	Drageons
Zones humides	0,189 ± 0,089	0,103 ± 0,055
Terres agricoles délaissées	0,006 ± 0,010	0,180 ± 0,091

Cet exemple tient sans doute davantage d'une généralité que d'une exception. Il est étonnant de constater, si je me réfère à La Réunion, que la plupart des espèces ayant fait l'objet d'observations détaillées ont montré que la propagation par voie sexuée

intervenant rarement seule. Cela a été notamment observé chez la vigne marronne (*Rubus alceifolius*), ou le troène (*Ligustrum robustum*).

Autre exemple : l'analyse génétique réalisée sur le santal en Nouvelle-Calédonie a conduit à rejeter une centaine d'échantillons (sur un total de 541 échantillons analysés) dans la mesure où ils apparaissaient génétiquement identiques et localement proches (distants de moins de 100 m). Un examen plus attentif des populations de santal *in situ* a permis de confirmer ce qui était pressenti : cette espèce drageonne vigoureusement, notamment dans des zones ayant subi des perturbations (feux, piétinement, herbivorie).

On ne peut exclure que si ces processus de propagation végétative apparaissent moins fréquents, si l'on se réfère à la littérature, que la dispersion liée à la reproduction sexuée, c'est au moins en partie du fait que ces derniers sont plus aisés à étudier. La base de données réunie par mon collègue Ronald Bellefontaine sur les espèces susceptibles de drageonner me conduit à penser que ce processus de propagation n'est pas considéré à sa juste mesure.

Dans le domaine particulier des invasions d'espèces végétales, il serait notamment pertinent de connaître la proportion d'entre elles dont on sait aujourd'hui qu'elles sont capables de s'étendre par drageonnage.

5.3. Quelles applications concrètes ?

Traiter des applications concrètes entrevues par l'étude de la dispersion dès la première page de ce mémoire eût été présomptueux, voire mensonger. Les perspectives de telles applications ne se dévoilent en effet, pour leur plus grande part, qu'en avançant dans les recherches : elles ne se décrètent pas *a priori*. C'est bien, en fin de compte, l'étude des processus de dispersion et l'examen de ses limites qui permettent de cerner au mieux le champ des applications que l'on peut raisonnablement en dégager. Aussi m'est-il apparu plus prudent d'attendre ces dernières pages pour les présenter.

Lorsque l'on évoque de telles applications, on pense immédiatement à la mise en place d'arbres-perchoirs, technique notamment développée en forêt sèche du Costa Rica pour attirer en un lieu appelé à être restauré des oiseaux frugivores susceptibles de se délester de leur fécond fardeau. Les procédés de restauration écologique ont volontiers intégré ce principe, et la restauration par petites taches de plantation éloignées les unes des autres a parfois remplacé les plantations « en plein », ne laissant aucun espace vide, chères aux forestiers.

L'étude réalisée sur les dispositifs d'ancrage des fruits de *Weinmannia tinctoria* aux stipes de fougères arborescentes invite naturellement à promouvoir le maintien de ces dernières. Mais une telle démarche conduit immanquablement, de proche en proche, et dès lors qu'une relation de dépendance est mise à jour, à prôner la conservation de l'écosystème tout entier. Comment pourrait-on raisonnablement considérer que les fougères arborescentes valent d'être conservées parce que d'elles dépend la survie d'une espèce qui, en toute objectivité, n'a d'autre singularité que d'avoir recueilli l'attention d'un chercheur ? Défendre la nécessité de conserver les agents biologiques de dispersion, quels qu'ils soient, me paraît relever davantage de l'évidence que de la science appliquée.

Faut-il dès lors considérer que la modélisation de la dispersion au sein de formations naturelles ouvre des perspectives plus tangibles, capables d'orienter des décisions ? D'une part, mes collègues modélisateurs tendent à considérer que si la

dispersion reste un processus fondamental, c'est bien le devenir des plantules, et non des graines, qui importe dans la dynamique de l'écosystème considéré. D'autre part, je crois avoir aujourd'hui compris que la modélisation des dynamiques de végétation reste peu reproductible d'une situation écologique à une autre, rendant ainsi compte de la formidable complexité de processus qu'elle ne parvient pas à simuler que de manière très imparfaite.

Il me semble que c'est davantage dans les liens entre la dispersion et des modifications de grande ampleur à l'échelle du paysage qu'il est judicieux d'espérer des applications pratiques de l'étude de la dispersion. Les changements liés aux activités humaines, tels que le renforcement de la pression d'introduction, l'accroissement prodigieux des dispersions à grande distance (si rares à l'état naturel et si fréquentes lorsque l'homme s'en mêle), ou la modification de la structure des paysages, constituent de mon point de vue des axes d'investigation prometteurs dans la mesure où les conséquences sont souvent de grandes ampleur et, au moins dans certains cas, prévisibles.

L'affinement récent de systèmes de prédiction des espèces invasives, qui permet aujourd'hui d'atteindre un taux de prédiction voisin de 100 %, en constitue une bonne illustration. Aussi n'apparaît-il pas saugrenu d'espérer prévoir les conséquences des introductions conduites sur de très longues distances, ou les implications respectives de différents modes de gestion d'un paysage sur le devenir de la végétation. Dans tous les cas, il importe de rester non seulement modeste dans ses ambitions, mais surtout de ne pas déconnecter le processus étudié du milieu dans lequel il se manifeste. L'évolution de l'étude des invasions biologiques au cours des 20 dernières années, tout particulièrement dans le domaine de la prédiction des invasions, illustre à lui seul combien il est vain d'appréhender un processus dans un milieu qui n'aurait ni visage, ni histoire.

Les grands changements en cours, dans le domaine du fonctionnement des écosystèmes, sont à l'évidence liés à l'activité humaine. Aussi ce large tour d'horizon de la dispersion, aussi vaste soit-il, me ramène-t-il aux interactions entre les activités humaines et les écosystèmes, mais également aux rapports entre l'Homme et la Nature. Me voilà reconduit vers les invasions de plantes, mon champ de prédilection dans la mesure où il me permet d'appréhender conjointement des processus écologiques majeurs, comme la dispersion, mais également les rapports de l'Homme à la Nature.

5.4. Conclusion et perspectives

La dispersion participe d'une séquence de processus qui imposent, pour être étudiés selon un même regard, la pratique d'étirements disciplinaires quotidiens. Sans doute la dispersion constitue-t-elle en retour un thème de recherche idéal pour qui se sent autant attiré par le monde végétal que par le monde animal, et trouve dès lors matière à mutualismes dont l'investigation est source parfois, faut-il le nier, d'une véritable jouissance de l'esprit. Mais sans doute mon intérêt pour la dispersion découle-t-il pour la plus grande part de mon séjour à La Réunion, île volcanique qui serait restée à jamais déserte, n'eût été la mise en jeu des processus conjoints de dispersion, d'immigration, d'introduction, et de migration (notamment altitudinale) d'espèces, tous rassemblés dans l'étroit faisceau des mouvements de plantes.

Au terme de ce mémoire et de ces incursions rétrospectives sur mes activités de recherche, je suis surpris d'avoir sauvegardé ce fil conducteur de la dispersion, préservé

au fil de mes diverses affectations, des mandats qui m'ont été conférés, mais aussi des difficultés singulières qui sont le lot de tout chercheur du Cirad en expatriation et l'obligent à consentir à bien de très diverses obligations. Ce fil existait, ferme parfois, en pointillés à d'autres occasions, mais toujours retrouvé dans l'élan de mes propres aspirations.

Très récemment, ai-je précisé dès l'introduction, est apparue *l'écologie du mouvement*, nouvelle discipline impulsée par Ran Nathan, de l'Université de Jérusalem. Il me semble que le processus fondamental de la dispersion est appelé à bénéficier d'un effort de recherche majeur au cours des toutes prochaines années, parce qu'il colle au monde changeant d'aujourd'hui et, peut-être davantage encore, à celui de demain. Les changements globaux actuels, notamment le changement climatique, les invasions biologiques ou les maladies émergentes, renvoient invariablement à des questions de recherche relatives à la dispersion. Que l'on veuille bien pardonner mon cynisme si je prétends qu'il s'agit donc là d'un contexte particulièrement porteur pour approfondir mes travaux de recherche sur la dispersion.

Il me semble en particulier important de s'interroger sur la « conductivité » de paysages anthropisés à la dispersion des semences. La dispersion, chez les plantes, constitue de surcroît une réponse aux changements globaux, notamment aux variations climatiques. L'activité humaine bouleverse elle-même cette conductivité, reconnectant les espaces que les transgressions marines et la dérive des continents ont lentement fragmentées, au gré de ses introductions, et fragmentant les paysages continentaux, créant autant de barrières à la libre circulation du vivant. Citons ici Wilkinson (1999) : « *Bien moins de geais et de pies transporteurs de glands traversent aujourd'hui les grandes zones urbaines comme celles de Londres ou de Paris, que dans le passé où ces zones étaient rurales, ce qui compromet la capacité des plantes à migrer en réaction au changement climatique. Les problèmes auxquelles les plantes modernes vont devoir faire face risquent d'être beaucoup plus ardues que pour les plantes de naguère...* ». Les pratiques humaines de mise en valeur des milieux ne permettent pas toujours au potentiel de dispersion des espèces de s'exprimer : j'y reviendrai en conclusion.

Dans un département comme le mien, intitulé *Environnements et Sociétés*, il me semble que cette problématique revêt une dimension frémissante. Resituer le jeu d'un processus écologique fondamental dans un « paysage » où l'homme déploie ses activités, précipite l'histoire des systèmes écologiques, en fait émerger de nouveaux, est des plus intéressants et, au bout du compte, peut-être également des plus novateurs.

J'aimerais préciser ici que je n'ai jamais considéré que l'écologie perdait ses lettres de noblesse dès lors qu'elle s'écarterait des sites naturels. J'ai commencé ma carrière au Cirad en arpentant les *lavaka* de Madagascar, gigantesques gueules d'érosion éventrant les paysages, et ai achevé ma longue période d'expatriation en m'investissant sur des sites profondément malmenés par l'exploitation du nickel. Dans chacun de ces cas, des trésors de biodiversité s'animaient à quelques centaines de mètres de là seulement... Il y fallait parfois un peu d'abnégation, mais peut-être beaucoup plus souvent la conviction intime que c'est d'abord en de tels lieux, où l'homme et les paysages interagissent profondément, que l'écologie est susceptible de se révéler la plus utile.

C'est donc conjointement (i) dans ce contexte institutionnel nouveau (un département récemment créé au sein du Cirad), (ii) à la faveur de changements écologiques majeurs et allant en se précipitant, (iii) mais aussi sous l'angle d'un regard que je place résolument à l'interface de l'Homme et de la Nature, que je situe mon cadre de recherche. Il me revient désormais, avant d'achever totalement ce mémoire, d'en présenter les principaux contours.

Et maintenant ?

Bilan

Résumons brièvement ce que j'ai déjà évoqué en introduction : mon parcours professionnel et mon métier de chercheur, dont j'ai progressivement endossé le statut, s'est structuré autour de (i) seize années d'expatriation dans les îles de l'océan Indien et du Pacifique, (ii) un jeu d'affectations dans le domaine de l'environnement, dont les trois pôles majeurs ont été successivement l'agroforesterie, les invasions biologiques et la restauration écologique, (iii) un intérêt intact à l'égard des relations entre l'homme et la nature.

Ces deux dernières années ont été essentiellement consacrées à la capitalisation de mes résultats sous forme de publications. Cette phase de capitalisation n'est pas achevée. L'étendue des données dont je dispose, mais aussi le simple bon sens, m'invitent à poursuivre cette démarche de valorisation de mes résultats. Il me revient néanmoins dès à présent de réfléchir au cadre de mes prochaines activités de recherches, qui (i) s'inscriront nécessairement dans la continuité et la cohérence de mes travaux précédents, mais (ii) devront répondre aux problématiques de mon institution, en accordant davantage de place aux activités humaines, qu'une remise à flot scientifique de l'établissement a conduit, au moins temporairement, à oublier.

Ce mémoire confirme à mes yeux, au-delà peut-être d'un relatif éparpillement de mes activités de recherche, la légitimité de rejeter toute frontière étanche entre les processus de dispersion mis en œuvre par l'homme d'une part et des autres agents de dispersion d'autre part. Cette légitimité s'accroît d'elle-même si l'on choisit de s'intéresser de manière privilégiée aux espaces anthropisés. Je n'ai malheureusement pas eu la possibilité de rejoindre, à la faveur d'un détachement temporaire, l'équipe de Philippe Clergeau (INRA, Rennes), qui souhaitait me voir travailler sur la dispersion des plantes en milieu urbain, en m'intéressant en premier lieu au rôle de l'ornithochorie et aux flux de semences opérés de la sorte entre différents compartiments du paysage. C'eût été une première opportunité de poursuivre cette trajectoire dont l'inflexion naturelle me pousse invariablement à m'intéresser à la dispersion de plantes au sein de milieux anthropisés. Ma thèse portait principalement, l'occasion m'en est ici offerte de le rappeler, sur la dispersion d'un acacia invasif au sein de paysages ruraux des Hauts de La Réunion. Elle constitue une lumière qui vient à son tour éclairer ce regard que je porte sur ma carrière de chercheur.

Deux objets d'études principaux émergent de cette auto-analyse de mon parcours.

- Le premier porte sur la place de l'introduction par l'homme dans l'ensemble des processus de dispersion de plantes. Les questions qui s'y rattachent, situées au cœur des relations Homme-Nature, apparaissent innovantes et au tout premier plan des préoccupations sociétales actuelles. Comment par exemple mieux quantifier cette part de l'homme dans la dispersion de l'homme, au-delà des fréquences d'apport d'espèces ? Comment appréhender et caractériser cette *pression d'introduction*, dont le concept n'a émergé que très récemment ? Quel en est l'effet sur le succès d'une invasion biologique ? Peut-on distinguer des champs pour lesquels,

au plan qualitatif, la dispersion « naturelle » diffère de la dispersion assurée par l'homme ?

- Le deuxième objet d'études porte sur la dispersion (principalement par des agents dits « naturels ») au sein d'espaces transformés par les activités humaines, notamment les paysages ruraux. D'autres questions de recherche émergent de manière complémentaire aux précédentes. Les paysages façonnés par l'homme favorisent-ils la dispersion de certaines espèces de plantes (introduites ou indigènes), au détriment d'autres ? Qu'en est-il en particulier des nombreux paysages agroforestiers présents sous les tropiques (on peut relever que les systèmes bocagers demeurent encore les seuls à avoir recueilli l'intérêt de chercheurs s'agissant de la dispersion d'espèces) ? Quelles formes d'aménagement de l'espace permettent de maintenir une perméabilité optimale aux espèces végétales ? Comment l'introduction d'espèces invasives jouant le rôle de disperseurs (ex : oiseaux frugivores) infléchit-elle cette tendance ? Ces questions s'appréhendent de manière privilégiée au niveau des paysages et, en partie tout au moins, relèvent de *l'écologie du paysage*.

Ces questions de recherche, que l'on retrouve derrière une partie de mes publications les plus récentes, sont non seulement intéressantes (c'est bien le minimum que l'on peut attendre d'une question de recherche...), mais ancrées au cœur des orientations stratégiques prises par le Cirad. L'objet de l'axe stratégique 6 de mon établissement est précisément de « *mieux comprendre les relations entre l'agriculture et l'environnement et entre les sociétés humaines et la nature, pour gérer durablement les espaces ruraux* ».

J'ai repris ci-après les termes de présentation de cet axe (Cirad, 2008), et ai souligné ceux qui me paraissent croiser légitimement tout ou partie des questions que j'ai soulevées plus haut :

« *Comment gérer l'équilibre entre l'équilibre entre les espaces de culture et d'élevage et les autres écosystèmes (forêts, aires protégées...), pour que la production agricole et les services environnementaux rendus par tous ces espaces permettent le renouvellement ou la préservation des ressources naturelles ?*

Les interactions entre les pratiques agricoles et les dynamiques écologiques soulèvent des questions fortes, comme la maîtrise des risques ou la gouvernance des territoires ruraux. Elles renvoient aux relations qu'entretiennent les sociétés humaines avec la nature au sens large. Pour les résoudre, le Cirad associera des recherches en sciences de la vie et en sciences humaines et sociales.

Le Cirad approfondira enfin les connaissances de la biologie des écosystèmes et celles des stratégies des groupes humains qui y vivent ou qui les utilisent. Les recherches préciseront les services environnementaux rendus – fertilité des sols, biodiversité, séquestration du carbone, qualité de l'eau... - et leurs conditions de réalisation ».

La voie sur laquelle il me revient de poursuivre mon itinéraire de chercheur apparaît d'ores et déjà le long de pointillés préexistants. La mise en cohérence de mes compétences et de mes acquis d'une part, des attentes de mon institution d'autre part, représentée au niveau du département comme de mon UR de rattachement actuelle, m'invitent à aborder au premier chef *les relations entre la dispersion des espèces végétales et les pratiques humaines d'occupation des sols et de gestion des ressources en milieu rural*.

Que faut-il dès lors, dans un tel contexte personnel et institutionnel, entendre par *dispersion d'espèces* ? Vers quelles thématiques précises suis-je appelé à m'orienter dorénavant ? Quelles inflexions nécessitent-elles ? Comment les concilier avec l'ensemble de ma trajectoire professionnelle ?

Perspectives

Le bouleversement actuel du paysage de la recherche, et en particulier la refonte des URs au sein du Cirad, ne facilitent guère les projections. Aussi apparaît-il primordial de s'en référer à certaines vérités intemporelles. Il apparaît opportun de s'en tenir à la logique intrinsèque de ses activités de recherche, dès lors que celles-ci sont légitimées, plutôt qu'au jeu d'appartenance aux unités. Ce jeu pourra agir l'heure venue ; en attendant, pour reprendre les termes utilisés plus haut, je disposerai d'une légitimité personnelle et institutionnelle pour étudier *les relations entre la dispersion des espèces végétales et les pratiques humaines d'occupation des sols et de gestion des ressources en milieu rural*.

- Dans un premier temps (un an à deux ans), il s'agira pour moi d'asseoir plus encore cette part de légitimité personnelle en poursuivant la valorisation de mes résultats sous la forme de publications, en privilégiant alors les deux axes que j'ai plus haut distingués dans l'étude de la dispersion. S'agissant du premier axe, qui relève des introductions opérées par l'homme, il me revient de publier des résultats relatifs à la pression d'introduction exercée à La Réunion. L'effet de la structure et des transformations de paysages (toposéquences, bouleversements agraires, adjonction de coulées de lave, gradient altitudinal de dispersion...) sur la dispersion et les dynamiques de colonisation d'espèces végétales à La Réunion, que je rattache au deuxième de ces axes, constitue un point que je veux également valoriser par de nouvelles publications. Je souhaite également achever de valoriser mes autres données publiables relatives à l'ornithochorie, que j'ai recueillies à La Réunion, mais aussi en Nouvelle-Calédonie.
- Parallèlement, je compte poursuivre ma collaboration avec l'Université de Melbourne (Christian Kull) pour poursuivre l'analyse des conséquences des introductions d'essences forestières (notamment les acacias australiens) sur des transformations de situations agricoles se manifestant au niveau des paysages.
- Dans un second temps, et au fil d'opportunités (montage de projets, collaborations) qu'il m'appartiendra de saisir, je souhaite aborder plus avant les questions de recherche que j'ai commencé à préciser plus haut. Dans le même temps, le paysage institutionnel sera, je l'espère, mieux stabilisé. Il m'appartiendra alors de proposer un cadre de recherche plus précis que celui que je n'ai fait qu'esquisser.

Les espèces invasives représentent un domaine implicitement porté par le Cirad, bien que de manière encore peu formalisée. La question de la « *maîtrise des risques* » qu'évoque le texte de présentation de l'axe stratégique 6 du Cirad y renvoie implicitement. C'est dans ce domaine que j'ai réuni, puis fait valoir mes compétences en écologie. Du simple fait de mon histoire professionnelle, le domaine des espèces invasives restera de manière incontournable l'un de mes champs d'investigation privilégiés. Il représente en effet un véritable vivier de modèles permettant d'étudier la dispersion selon les termes que j'ai présentés. Se situant de surcroît à l'interface du

biologique et du social, il entre *ipso facto* en pleine résonnance avec l'approche du jeune département *Environnement et Sociétés* du Cirad.

Le changement climatique, thème qui imprègne chaque jour davantage l'ensemble des disciplines du vivant, interviendra peut-être dans un proche avenir pour m'inviter à cibler plus encore mes activités de recherche sur la dispersion. Le lien entre le changement climatique et la dispersion des plantes est immédiat. En 1996, les chercheurs réunis à Montpellier dans un atelier sur la dispersion et la migration des plantes avançaient que « *la migration des plantes devait être décrite de manière plus précise* » si l'on voulait être à même « *de prédire les réponses biologiques au réchauffement climatique, dans un monde radicalement transformé par l'activité humaine* » (Ronce, 2001). Ce point revêt plus encore d'intérêt si l'on rappelle avec Wilkinson (1999) que les plantes ont répondu dans le passé aux changements climatiques en *migrant*, bien plus qu'en *s'adaptant*.

Positionnement institutionnel

J'aspire à demeurer au Cirad, tout au moins dans la structure qu'elle deviendra au terme des réformes institutionnelles actuelles. Je n'envisage pas de nouvelle affectation outre-mer. Mon avenir proche se situe donc dans l'environnement institutionnel montpelliérain.

L'UR « *Dynamique des forêts naturelles* » à laquelle je suis actuellement rattaché sera évaluée fin 2008. Du fait de sa taille réduite, n'étant pas évaluable par l'AERES, cette unité n'est pas appelée à être reconduite. Il est donc très probable que l'unité de recherche à laquelle j'appartiendrai dans un ou deux ans n'existe pas encore. Néanmoins, l'ensemble de cette cohérence que j'ai tenté de traduire dans ce document, y compris dans les failles qu'elle révèle, m'amènera à rejoindre, si le choix m'en est donné, une unité s'intéressant aux dynamiques de végétation et de flux d'espèces au sein d'espaces ruraux.

Je souhaite pourvoir y encadrer des recherches sur la dispersion.

Bibliographie

- ADRIAENS D., HONNAY O., HERMY M. (2007). Does seed retention potential affect the distribution of plant species in highly fragmented calcareous grasslands? *Ecography* 30, 505-514.
- ALVES-COSTA C., ETEROVIK P.C. (2007). Seed dispersal services by coatis (*Nasua nasua*, Procyonidae) and their redundancy with other frugivores in southeastern Brazil. *Acta Oecologica* 32: 77-92.
- BARNEA A., YOM-TOV Y., FRIEDMAN J. (1991). Does ingestion by birds affect seed germination? *Functional Ecology* 5: 394-402.
- BENNETT K.D. (1998). The power of movements in plants. *Trends Ecol. Evol.* 13(9): 339-340.
- BOCQUET A., CHAMBREY C., DERROIRE G., TASSIN J. (2007). Modes de colonisation de la savane arborée par des plantes de forêt tropicale sèche en Nouvelle-Calédonie. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* 62: 87-91.
- BOTTIN L., VERHAEGEN D., TASSIN J., OLIVIERI I., VAILLANT A., BOUVET J-M. (2005). Genetic diversity and population structure of an insular tree, *Santalum austrocaledonicum* in New Caledonian archipelago. *Molecular Ecology* 14: 1979-1989.
- BOTTIN L., TASSIN J., NASI R., BOUVET J-M. (2007). Molecular, quantitative and abiotic variables for the delineation of evolutionary significant units: case of sandalwood (*Santalum austrocaledonicum* Vieillard) in New Caledonia. *Conservation Genetics* 8(1): 99-109.
- BRUUN H.H., POSCHLOD P. (2006). Why are small seeds dispersed through animal guts: large numbers or seed size per se? *Oikos* 13, 402-41.
- BULLOCK J.M., KENWARD R.E., HAILS R.S. (2002). *Dispersal Ecology*. Blackwell Publishing.
- CAIN M.L., MILLIGAN B.G., STRAND A.E. (2000). Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany* 87(9): 1217-1227.
- CHAUVET B. (1968). *Inventaire des espèces forestières introduites à Madagascar*. Ecole Nationale Supérieure Agronomique, Antananarivo.
- CHEKE A.S. (1987). An ecological history of the Mascarene Islands, with particular reference to extinctions and introductions of land vertebrates. *Studies of Mascarene Islands birds*. A.W. Diamond. Cambridge, Royaume-Uni, University Press: 5-89.
- CHRISTIE D.A., ARMESTO J.J. (2003). Regeneration microsites and tree species coexistence in temperate rain forests of Chiloé Island, Chile. *Journal of Ecology* 91:776-784.
- CIRAD (2008). *Les orientations stratégiques du Cirad*. Plaquette de présentation. Montpellier, 4 p.
- CLARK J.S. (1997). Rapid tree migration: confronting theory with dispersal biology and the paleo record. *Bull. Ecol. Soc. Am.* 78: 69.
- CLARK J.S., LEWIS M., HORVATH L. (2001). Invasion by extremes: population spread with variation in dispersal and reproduction. *The American Naturalist* 157 5(537-554).
- CONNELL J.H. (1971). On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine mammals and in rain forest trees. In : *Dynamics of populations* (Boer P.J., Gradwell G., eds), PUDOC, 298-310.
- COOMES D.A., ALLEN R.B., BENTLEY W.A., BURROWS L.E., CANHAM C.D., FAGAN L., FORSYTH D.M., GAXIOLA-ALCANTAR A., PARFITT R.L., RUSCOE W.A., WARDLE D.A., WILSON D.J., WRIGHT E.F. (2005). The hare, the tortoise and the crocodile: the ecology of angiosperm dominance, conifer persistence and fern filtering. *Journal of Ecology* 93:918-935.
- CORNELISSEN J.H.C., LAVOREL S., GARNIER E., DIAZ S., BUCHMANN N.,

- GURVICH D.E., REICH P.B., TER STEEGE H., MORGAN H.D., VAN DER HEIJDEN M.G.A., PAUSAS J.G., POORTER H. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51, 335-380.
- COSYNS E., DELPORTE A., LENS L., HOFFMANN M. (2005). Germination success of temperate grassland species after passage through ungulate and rabbit guts. *Journal of Ecology* 93, 353-361.
- DARWIN C. (1859). *On the origin of the species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray.
- DERROIRE G., TASSIN J., LAGRANGE A.. (Sous presse). Flowering and fruiting phenology in maquis of New Caledonia. *Acta Botanica Gallica*.
- DERROIRE, G., L. SCHMITT, RIVIERE J.-N., SARRAILH J.-M., TASSIN J. (2007). The essential role of tree-fern trunks in the regeneration of *Weinmannia tinctoria* in rain forest on Réunion, Mascarene Archipelago. *Journal of Tropical Ecology* 23: 487-492.
- DINERSTEIN E. (1991). Seed dispersal by greater one-horned rhinoceros (*Rhinoceros unicornis*) and the flora of *Rhinoceros* latrines. *Mammalia* 55, 355-362.
- ESER U. (1998). Assessment of plant invasions: theoretical and philosophical fundamentals. *Plant invasions: ecological mechanisms and human responses*. U. Starfinger, K. D. Edwards, I. Kowarik and M. Williamson. Leiden, Pays-Bas, Blackhuys Publishers: 95-107.
- FERGUSON R.N., DRAKE D.R. (1999). Influence of vegetation structure on spatial patterns of seed deposition by birds. *New Zealand Journal of Botany* 37: 671-677.
- FOSTER R.B. (1977). *Tachigalia versicolor* is a suicidal neotropical tree. *Nature* 268: 624-626.
- GACHET C. (1966). *Les essences de reboisement à Madagascar. Premiers résultats des essais effectués en arboretums et en reboisements extensifs*. Note 84, CTFT Madagascar.
- GARDENER C.J., MCIVOR J.G., JANSEN A. (1993). Passage of legume and grass seeds through the digestive tract of cattle and their survival in feces. *Journal of Applied Ecology* 30: 63-74.
- GLYPHIS J.P., MILTON S.J., SIEGFRIED W.R. (1981). Dispersal of *Acacia cyclops* by Birds. *Oecologia* 48: 138-141.
- HARMS K.E., WRIGHT J., CALDERON O., HERNANDEZ, A., HERRE, E.A. (2000). Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature* 404: 493-495.
- HERRERA C.M. (1984). Seed dispersal and fitness determinants in wild rose: combined effects of hawthorn, birds, mice, and browsing ungulates. *Oecologia* 63: 386-393.
- HIGGINS S.I., RICHARDSON D.M. (1999). Predicting plant migration rates in a changing world: the role of long-distance dispersal. *The American Naturalist* 153(5): 464-475.
- HILDEBRAND F. (1873). *Die verbreitungsmittel des pflanzen*. Engelmann, Leipzig.
- HOLDEN C. (2006). Inching toward Movement Ecology. *Science* 313: 779-780.
- HOULE G. (1998). Seed dispersal and seedling recruitment of *Betula alleghaniensis*: spatial inconsistency in time. *Ecology* 79, 807-818.
- HOWE H.F. (1990). Seed dispersal by birds and mammals: implications for seedling demography. Pp. 191-218, in (K.S. Bawa & M. Hadley, eds): *Reproductive ecology of tropical forest plants*.
- HOWE H.F. (1993). Aspects of variation in a neotropical seed dispersal system. *Vegetatio* 107/108, 149-162.
- HOWE H.F., ESTABROOK G.F. (1977). On intraspecific competition for dispersers among tropical trees. *American Naturalist* 111: 817-832.
- HOWE H.F., MIRITI M.N. (2000). No question: seed dispersal matters. *Trends in Ecology & Evolution* 15(11): 434-436.
- HOWE H.F., MIRITI M.N. (2004). When seed dispersal matters. *BioScience* 54(7): 651-660.
- HOWE H.F., MIRITI N.M. (2000). No question: seed dispersal matters.

- Trends in Ecology & Evolution* 15(11): 434-436.
- HYATT L.A., ROSENBERG M.S., HOWARD T.G., BOLE G., FANG W., ANASTASI, J., BROWN K., GRELLA R., HINMAN K., KURDZIEL J.P., GUREVITCH J. (2003). The distance dependence position of the Janzen-Connell hypothesis: a meta-analysis. *Oikos* 103: 590-602.
- IUCN (2002). *Policy Recommendations Papers for Sixth meeting of the Conference of the Parties to the Convention on Biological Diversity (COP6)*. The Hague, Netherlands, 7-19 April 2002.
- JANZEN D.H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* 104, 501-528.
- JESCHKE J.M., STRAYER D.L. (2006). Determinants of vertebrate invasion success in Europe and North America. *Global Change Biology*, 12: 1608-1619.
- KALISZ S., HAMZAWA F.M., TONSOR S.J., THIEDE D.A., VOIGT S. (1999). Ant-mediated seed dispersal alters pattern of relatedness in a population of *Trillium grandiflorum*. *Ecology* 80:2620-2634.
- KŘIVÁNEK M., PYŠEK P. (2006). Predicting invasions by woody species in a temperate zone: a test of three risk assessment schemes in the Czech Republic (Central Europe). *Diversity and Distributions*, 12: 319-327.
- KULL C.A., TASSIN J., HARIPRIYA R. (2007). Multifunctional, scrubby, and invasive forests? Wattles in the highlands of Madagascar. *Mountain Research and Development* 27(3): 224-231.
- KULL C.A., TASSIN J., RAMBELOAROSOA G., SARRAILH J.-M. (sous presse). Invasive Australian acacias on western Indian Ocean islands: a historical and ecological perspective. *African Journal of Ecology*.
- LADLEY J.J., KELLY D. (1996). Dispersal, germination and survival of New Zealand mistletoes (Loranthaceae): dependence on birds. *New Zealand Journal of Ecology* 20(1): 69-79.
- LAMAN T.G. (1996). *Ficus* seed shadows in a Bornean rain forest. *Oecologia* 107, 347-355.
- LARRÈRE C., LARRÈRE R. (1997). *Du bon usage de la nature : pour une philosophie de l'environnement*. Paris, France, Aubier.
- LE FLOCH E. (1991). Invasive plants of the Mediterranean Basin. In : Pp. 67-80, Groves R.H., Di Castri F. (eds), *Biogeography of Mediterranean Invasions*. Cambridge University Press.
- LEVEY D.J. (1986). Methods of seed processing by birds and seed deposition patterns. *Frugivores and seed dispersal* (eds A. Estrada & T.H. Fleming), pp. 147-158. Junk, Dordrecht.
- LEVEY D.J., GRAJAL A. (1991). Evolutionary implications of fruit-processing limitations in cedar waxings. *The American Naturalist* 138, 171-189.
- LOW T. (1999). *Feral future. The untold story of Australia's exotic invaders*, Viking, Ringwood, Australia.
- LUKEN J.O., KUDDES L.M., THOLEMEIER T.C. (1997). Response of understory species to gap formation and soil disturbance in *Lonicera maackii* thickets. *Restoration Ecology* 5(3): 229-235.
- MANDON-DALGER I. (2002). *Sélection de l'habitat et dynamique d'invasion d'un oiseau introduit, le cas du Bulbul orphée à la Réunion*. Thèse de l'Université de Rennes I, Rennes, 209 p.
- MANDON-DALGER I., CLERGEAU P., TASSIN J., RIVIERE J.-N., GATTI S. (2004). Relationships between alien plants and an alien bird species on Reunion Island. *Journal of Tropical Ecology* 20(6): 635-642.
- MCKEY D. (1975). The ecology of coevolved seed dispersal systems. Pp. 155-191 in L.E. Gilbert, P.H. Raven (eds), *Coevolution of animals and plants*. University of Texas Press, Austin.
- MEDELLIN R.A., GAONA O. (1999). Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, Mexico. *Biotropica* 31(3): 478-485.
- MULDER C.P.H., KEALL S.N. (2001). Burrowing seabirds and reptiles: impact on seeds, seedlings and soils in an island forest in New Zealand. *Oecologia* 127: 350-360.

- MURPHY, S.R., REID N., YAN Z., VENABLES W.N. (1993). Differential passage time of mistletoe fruits through the gut of honeyeaters and flowerpeckers: effects on seedling establishment. *Oecologia* 93(2): 171-176.
- NATHAN R. (2001). The challenges of studying dispersal. *Trends in Ecology & Evolution* 16(9): 481-483.
- NATHAN R., MULLER-LANDAU C. (2000). Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution* 15(7): 278-285.
- PAKEMAN R.J. (2001). Plant migration rates and seed dispersal mechanisms. *Journal of biogeography* 28: 795-800.
- PANETTA F. D., MCKEE J. (1997). Recruitment of the invasive ornamental, *Schinus terebinthifolius*, is dependant upon frugivores. *Australian Journal of Ecology* 22: 432-438.
- PECO B., LOPEZ-MERINO L., ALVIR M. (2006). Survival and germination of Mediterranean grassland species after simulated sheep ingestion: ecological correlates with seed traits. *Acta Oecologica* 30, 269-275.
- PERRIER DE LA BATHIE H. (1928). Les pestes végétales à Madagascar. *Bulletin Economique Année 1928*: 104-109.
- POLLUX B.J.A., DE JONG M., STEEGH A., OUBORG N.J., VAN GROENENDAEL J.M., KLAASSEN M. (2006). The effect of seed morphology on the potential dispersal of aquatic macrophytes by the common carp (*Cyprinus carpio*). *Freshwater Biology* 51: 2063-2071.
- PROCTOR V.W. (1968). Long distance seeds by retention digestive tract birds. *Science* 160: 321-322.
- PUIG H. (1998). La forêt tropicale humide. Belin, 448 p.
- RÁBER C. (1991). *Regeneración natural sobre árboles muertos en un bosque nublado de costa rica*. Colección silvicultura y manejo de bosques naturales no. 4. CATIE. Serie Técnica. Informe Técnico 177, 25 pp.
- RAXWORTHY C.J., FORSTNER M., NUSSBAUM R.A. (2002). Chameleon radiation by oceanic dispersal. *Nature* 415: 784-787.
- RIEPPPEL O. (2002). A case of dispersing chameleons. *Nature* 415: 744-745.
- ROBERTSON A.W., TRASS A., LADLEY J.J., KELLY D. (2006). Assessing the benefits of frugivory for seed germination: the importance of deinhibition effect. *Functional Ecology* 20: 58-66.
- ROGERS M.E., VOYSEY B.C., McDONALD K.E., PARNELL R.J., TUTIN C.E.G. (1997). Lowland gorillas and seed dispersal: the importance of nest sites. *American Journal of Primatology* 45: 45-68
- RÖMMERMANN C., TACKENBER, O., POSCHOLD P. (2005). How to predict attachment potential of seeds to sheep and cattle coat from simple morphological seed traits? *Oikos* 110, 219-230.
- RONCE O. (2001). Understanding plant dispersal and migration. *Trends in Ecology & Evolution* 16(12): 663-664.
- SAKAI A.K., WAGNER W.L., FERGUSON D.M., HERBST D.R. (1995). Biogeographical and ecological correlates of dioecy in the Hawaiian flora. *Ecology* 76: 2530-2543.
- SAX D.F., STACHOWICZ J.J., BROWN J.H., BRUNO J.F., DAWSON M.N., GAINES S.D., GROSBURG R.K., HASTINGS A., HOLT R.D., MAYFIELD M.M., O'CONNOR M.I. & RICE W.R. (2007). Ecological and evolutionary insights from species invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 22(9), 465-471.
- SCHUPP E.W., MILLERON T., RUSSO S.E. (2002). Dissemination limitation and the origin and maintenance of species-rich tropical forests. Pp19-33, in : D.J. Levey, W.R. Silva, M. Galetti (eds), *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CABI Publishing, New York.
- SHILTON L.A., ALTRINGHAM J.D., COMPTON S.G., WHITTAKER R.J. (1999). Old World fruit bats can be long-distance seed dispersers through extended retention of viable seeds in the gut. *Proc. R. Soc. Lond.* 266: 219-223.
- SIMBERLOFF D., VON HOLLE B. (1999). Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown ? *Biological invasions* 1, 21-32.

- SNOW B.K. (1962). A field study of the golden-headed manakin, *Pipra erythrocephala*, in Trinidad. *Zoologica*, 47: 183-198.
- SUTTER E., RAKOTONOELY J. (1989). *Projet Inventaire des Ressources Ligneuses*. Rapport d'activités. CIRAD-CTFT, Antananarivo, 23 p.
- TASSIN J., HERMET M. (1994). Les dégâts du cyclone Hollanda à La Réunion. *Bois et Forêts des Tropiques* 240: 29-36.
- TASSIN J., RIVIERE J.-N. (2001). Le rôle potentiel du *Leiothrix* jaune *Leiothrix lutea* dans la germination de plantes envahissantes à La Réunion (océan Indien). *Alauda* 69(3): 37-41.
- TASSIN J. (2002). Dynamique et conséquences de l'invasion des paysages agricoles des Hauts de La Réunion par *Acacia mearnsii* De Wild., Université Toulouse III - Paul Sabatier: 215.
- TASSIN J., RIVIERE J.-N. (2003). Gradient altitudinal de richesse en plantes invasives à l'île de La Réunion (archipel des Mascareignes, océan Indien). *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* 58: 257-270.
- TASSIN J., DERROIRE G., RIVIERE J.-N. (2004). Gradient altitudinal de la richesse spécifique et de l'endémicité de la flore ligneuse indigène à l'île de La Réunion (archipel des Mascareignes). *Acta Botanica Gallica* 151(2): 181-196.
- TASSIN J., RIVIERE J.-N., CAZANOVE M., BRUZZESE E. (2006a). Ranking of invasive woody plant species for management on Réunion Island. *Weed Research* 46(5): 388-403.
- TASSIN J., DERROIRE G., RIVIERE J.-N. (2006b). Variation morphométrique des feuilles de *Aphloia theiformis* le long d'un gradient altitudinal à la Réunion. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* 61(4): 397-400.
- TASSIN J., LAVERGNE C., MULLER S., BLANFORT V., BARET S., LE BOURGEOIS T., TRIOLO J., RIVIERE J.-N. (2006c). Bilan des connaissances sur les conséquences écologiques des invasions de plantes à l'île de la Réunion (Archipel des Mascareignes, Océan Indien). *Revue d'écologie (Terre Vie)* 61(1), 35-52.
- TASSIN J. (2007). Variabilité intra-spécifique de traits de reproduction chez les plantes invasives à La Réunion. Pp. 15, in (Clergeau P., Vernon M., Haury J.) *Invasions biologiques et traits d'histoire de vie : variabilité, plasticité et adaptation*. Rennes, 14-18 novembre 2007.
- TASSIN, J., RIVIERE J.-N., CLERGEAU P. (2007a). Reproductive versus vegetative recruitment of the invasive tree *Schinus terebenthifolius*: implications for restoration on Reunion Island. *Restoration Ecology* 15(3): 412-419.
- TASSIN J., TRIOLO J., LAVERGNE C. (2007b). Ornamental plant invasions in mountain forests of Réunion (Mascarene Archipelago): a status review and management directions. *African Journal of Ecology* 45(3): 444-447.
- TASSIN J. (2008). Vers un autre regard sur les invasions biologiques. *Courrier de la Nature* 237: 20-25.
- TASSIN J., N. BARRE, BOUVET J.-M. (2008). Effect of ingestion by *Drepanoptila holosericea* (Columbidae) on the seed germination of *Santalum austrocaledonicum* (Santalaceae). *Journal of Tropical Ecology* 24: 215-218.
- TASSIN J., MÉDOC J.-M., KULL C., RIVIÈRE J.-N., BALENT G. (accepté). Can invasion patches of *Acacia mearnsii* serve as colonizing sites for native plant species on Réunion? *African Journal of Ecology*.
- TASSIN J., BELLEFONTAINE R., ROGER EDMOND, KULL C. (sous presse). Evaluation préliminaire des risques d'invasion par les essences forestières introduites à Madagascar. *Bois et Forêts des Tropiques*.
- TASSIN J., RIVIERE J.-N., CLERGEAU P. (soumis). Ranking germinative responses to bird gut passage from seed traits analysis. *Functional Ecology*.
- TEMPLE S.A. (1979). The dodo and the tambalacoque tree. *Science* 203: 1363-1364.
- TERBORGH J., PITMAN N., SILMAN M., SCHICHTER H., NUNEZ P. (2002). Maintenance of tree diversity in tropical forests. Pp. 1-17 in D.J. Levey, W.R. Silva, Galetti M. (eds): *Seed*

- dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation.
- TOH I., GILLEPSIE M., LAMB D. (1999). The role of isolated trees in facilitating tree seedling recruitment at a degraded subtropical rainforest site. *Restoration Ecology* 7(3): 288-297.
- TRAVERSE A., RIERA N., MAS R.E. (2001). Passage through bird guts causes interspecific differences in seed germination characteristics. *Functional Ecology* 15, 669-675.
- TRAVERSE A., VERDÚ M. (2001). A meta-analysis of gut treatment on seed germination. *Frugivores and Seed Dispersal: Ecological, Evolutionary and Conservation Issues* (eds D. Levey, M. Galetti & W. Silva). CAB International, Wallingford, UK.
- VAN DER PIJL L. (1982). *Dispersal in higher plants*. Berlin, Heidelberg, New York, Springer-Verlag.
- VAN DER PIJL, L. (1957). The dispersal of plants by bats (Chiropterochory). *Acta Botanica Neerlandica* 6: 291-315.
- VAN DER PIJL L. (1972). *Principles of dispersal in higher plants*. Springer.
- VITOUSEK P.M., LOOPE L.L., STONE C.P. (1987). Introduced species in Hawaii: biological effects and opportunities for ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 2(7): 224-227.
- VON DER LIPPE M., KOWARIK I. (2007). Do cities export biodiversity? Traffic as dispersal vector across urban-rural gradients. *Diversity and Distributions* 14: 18-25.
- WENNY D.G. (2001). Advantages of seed dispersal: a re-evaluation of directed dispersal. *Evolutionary Ecology Research* 3, 51-74.
- WHEELWRIGHT N.T., ORIANI G.H. (1982). Seed dispersal by animals: contrasts with pollen dispersal, problems of terminology, and constraints on coevolution. *The American Naturalist* 119(3): 402-413.
- WILKINSON D.M. (1997). Plant colonization: are wind dispersed seeds really dispersed by birds at larger spatial and temporal scales? *Journal of Biogeography* 24: 61-65.
- WILKINSON D.M. (1999). Plants on the move. *New Scientist* 161(2178): 1-4.
- WILKINSON D.M. (2003). Dispersal, cladistic and the nature of biogeography. *Journal of Biogeography* 30: 1779-1780.
- WILLSON M.F. (1993). Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. *Vegetatio* 107/108, 261-280.
- WILLSON, M.F., TRAVERSE A. (2000). The ecology of seed dispersal. *Seeds: the ecology of regeneration of plant communities*. M. Fenner. Wallingford, Royaume-Uni, CABI Publishing: 85-110.
- WITMER M.C., CHEKE A.S. (1991). The dodo and the tambalacoque tree: an obligate mutualism reconsidered. *Oikos* 61: 133-137.
- WOODS K.D. (1997). *Community response to plant invasion*. In: Assessment and management of plant invasions. J. O. Luken and J. W. Thieret (eds). New York, Etats-Unis, Springer: 56-68.